



FOR THE PEOPLE  
FOR EDVCATION  
FOR SCIENCE

LIBRARY  
OF  
THE AMERICAN MUSEUM  
OF  
NATURAL HISTORY























# HEREDITAS





# HEREDITAS

GENETISKT ARKIV

---

---

UTGIVET AV MENDELSKA SÄLLSKAPET I LUND

REDAKTÖR: ROBERT LARSSON



BAND II.

1921

---

LUND 1921, BERLINGSKA BOKTRYCKERIET

22-89874 Nov. 20



# INNEHÅLL

	Sid.
CORRENS, C., Versuche bei Pflanzen das Geschlechtsverhältnis zu verschiedenen. (Vortrag, gehalten am 10. Dez. 1920 zur Feier des 10-jährigen Bestehens der »Mendelska Sällskapet in Lund«.) .....	1
DAHLGREN, K. V. OSSIAN, Vererbungsversuche mit einer buntblättrigen <i>Barbarea vulgaris</i> .....	88
GANTE, TH., Über eine Besonderheit der Begrannung bei Fatuoid-heterozygoten.....	410
HALLQVIST, CARL, The Inheritance of the Flower Colour and the Seed Colour in <i>Lupinus angustifolius</i> .....	299
HAMMARLUND, C., Über die Vererbung anormaler Ähren bei <i>Plantago major</i> . (With a Summary in English.).....	113
HIERIBERT-NILSSON, NILS, Selektive Verschiebung der Gametenfrequenz in einer Kreuzungspopulation von Roggen.....	364
KRISTOFFERSON, KARL B., Spontaneous Crossing in the Garden Bean, <i>Phaseolus vulgaris</i> .....	395
LUNDBORG, H., Rassenmischung — Vermehrte Heterozygotie (Genchaos) — Konstitutionsveränderungen — Habitus asthenicus sive paralyticus (Zunahme der Körpergrösse usw.) — Tuberkulose. Eine Ursachenkette.....	77
MOHR, OTTO L., A Case of Hereditary Brachyphalangy Utilized as Evidence in Forensic Medicine .....	290
NILSSON, MARTIN P., The Race Problem of the Roman Empire.....	370
NILSSON-EHLE, H., Über mutmassliche partielle Heterogamie bei den Speltoidmutationen des Weizens. (With a Summary in English.) 25	
— —, Fortgesetzte Untersuchungen über Fatuoidmutationen beim Hafer	401
RASMUSON, HANS, Beiträge zu einer genetischen Analyse zweier <i>Godetia</i> -Arten und ihrer Bastarde. (With a Summary in English.).....	143
WAALER, GEORG H. M., The Location of a New Second Chromosome Eye Colour Gene in <i>Drosophila melanogaster</i> .....	391
ÅKERMAN, Å., Untersuchungen über Bastarde zwischen <i>Epilobium hirsutum</i> und <i>Epilobium montanum</i> .....	99

*UTGIVNINGSDAGAR 1921:*

*1:sta häftet, pag. 1—142, den 3 mars.*

*2:dra » » 143—298, » 3 maj.*

*3:dje » » 299—415, » 19 december.*

# VERSUCHE BEI PFLANZEN DAS GESCHLECHTSVERHÄLT- NIS ZU VERSCHIEBEN

VON C. CORRENS

KAISER WILHELM INSTITUT FÜR BIOLOGIE, BERLIN-DAHLEM

(Vortrag, gehalten am 10. Dez. 1920 zur Feier des 10-jährigen Bestehens der  
»Mendelska Sällskapet« in Lund)

---

NACH einem der Briefe, die G. MENDEL an C. NÄGELI gerichtet hat (am 27. Sept. 1870; CORRENS 1905, S. 241), legte er sich schon selbst die Frage vor, ob sich das Problem der Geschlechtsbestimmung nicht mit Hilfe der Gesetzmässigkeiten lösen lasse, die er bei seinen Erbsenbastarden gefunden hatte, und die wir jetzt mit seinem Namen bezeichnen. Der Weg, den er dort andeutet, ist, wie wir jetzt wissen, nicht gangbar, und auch nach der Wiederentdeckung MENDELS führten die ersten Versuche in dieser Richtung nicht zum Ziel. Trotzdem war der Grundgedanke richtig und fruchtbar. Wir wissen jetzt, dass sich der Vorgang der (primären) Geschlechtsbestimmung in völlige Parallele bringen lässt zu der Rückbastardierung eines einfachen mendelnden Bastardes mit seinem rezessiven Elter. Damit ist ein uraltes Problem gelöst, über das ungezählte Hypothesen aufgestellt worden waren, von denen sich, als die Lösung kam, keine einzige als richtig erwies — wie das so zu gehen pflegt.

Wir sind freilich noch lange nicht so weit, dass wir nun immer und ausschliesslich das eine oder das andere Geschlecht entstehen lassen könnten. Noch spielen die Faktoren, die man als Zufall zusammenfasst, eine zu grosse Rolle, und sie werden es vielleicht immer tun. Aber die Mechanik des Vorganges selbst ist uns wenigstens klar geworden.

Die Belege für meine eigenen Versuche sind zum Teil in zwei Abhandlungen in den Sitzungsberichten der preussischen Akademie der Wissenschaften, vom 13. Dez. 1917 und vom 5. Dez. 1918, zu finden. Viele Angaben sind neu und sollen bald an gleicher Stelle ausführlich bewiesen werden. Die zoologische Literatur, auch die neueste, ist bei R. GOLDSCHMIDT (1920) zu finden, die ältere botanische bei STRASBURGER (1900) und bei CORRENS-GOLDSCHMIDT (1913). — Ich habe hier nur ganz wenig neuere Literatur zitiert und verweise wegen der übrigen auf die genannten Arbeiten.



Überall im Tierreich und oftmals im Pflanzenreich treten uns die beiden Geschlechter, das männliche und das weibliche, entgegen. Aus der Vereinigung ihrer Keimzellen, des Spermatozoons und des Eies, entsteht ein neues, wieder männliches oder weibliches Individuum.

Die Geschlechter verhalten sich jedoch nicht gleich hinsichtlich der Keimzellen, die sie bilden. Das eine Geschlecht bringt nur *einerlei* (unter sich also gleiche) Keimzellen hervor. Wir wollen es mit R. HERTWIG das *homogametische* nennen. Das andere, *heterogametische* Geschlecht produziert dagegen *zweierlei* Keimzellen. Die eine Sorte soll *Männchenbestimmer*, die andere *Weibchenbestimmer* heißen. Denn die Zygoten (die Embryonen), an deren Bildung sich jene beteiligen, werden zu Männchen, die Zygoten (die Embryonen), in denen diese aufgehen, geben Weibchen.

Gewöhnlich ist es das männliche Geschlecht, das die zweierlei Keimzellen hervorbringt. Seltener ist es umgekehrt, und das weibliche Geschlecht bringt zweierlei Eier hervor, die von einerlei Spermatozoen befruchtet werden. So ist es bei den Schmetterlingen, den Vögeln, vermutlich auch bei den Fröschen.

Halten wir uns an den häufigeren Fall, wo das männliche Geschlecht heterogametisch ist. Dann kommen bei der Entstehung eines Weibchens zwei Keimzellen zusammen, die gleiche Tendenz besitzen — ein Ei und ein weibchenbestimmendes Spermatozoon —, und wenn dieses Weibchen seine Keimzellen bildet, entsteht lauter Gleiches, wie bei einem homozygotischen Individuum. Bei der Bildung eines Männchens kommt dagegen Ungleiches zusammen, das bei der Bildung der Keimzellen, wie bei einem einfachsten, spaltenden Bastard, wieder auseinander geht.

Im Einzelnen ist noch vieles fraglich; die verschiedenen Organismen verhalten sich vielleicht auch nicht ganz gleich darin. Es ist aber fast immer für eines gesorgt: Wenn bei der Bildung eines neuen Individuums Ungleiches zusammen kommt, entsteht stets dasselbe, heterogametische Geschlecht.

Die Beweise für diese neue Theorie der Geschlechtsbestimmung sind von dreierlei Art.

Zunächst haben wir zahlreiche Fälle (fast nur bei Insekten: Hemipteren, Dipteren, Lepidopteren, und bei Nematoden), wo sich die beiden Geschlechter und die beiderlei Keimzellen des heterogametischen Geschlechtes an ihren Chromosomengarnituren unterscheiden lassen. Im Extrem hat das heterogametische Geschlecht ein Chro-

mosom, weniger als das homogametische. Die zwei Klassen seiner Keimzellen unterscheiden sich dann dadurch, dass der einen ein Chromosom, das »Geschlechtschromosom«, fehlt, das bei der andern Klasse vorhanden ist. Man kann die zweierlei Keimzellen mit dem Mikroskop, wenigstens bei ihrer Entstehung, unterscheiden.

Es ist das zweifellos der einfachste, eleganteste Beweis für die neue Theorie, den wir hauptsächlich den Arbeiten E. WILSONS verdanken. Man darf aber nicht vergessen — wozu dieser Erfolg nur zu leicht verführt —, dass dies Verhalten das *Endglied* einer Entwicklungsreihe ist. Der Unterschied in der Chromosomengarnitur der beiden Geschlechter hat sich erst allmählich, *als Folge* der Geschlechtsbestimmung herausdifferenziert, er ist nicht die *Ursache* des Vorgangs. — Im Pflanzenreich hat man trotz vielem Suchen erst einen Fall gefunden, bei dem Lebermoos *Sphaerocarpus*, wo sich männliche und weibliche Sporen und Pflänzchen etwas durch ihren Chromosomenbestand unterscheiden. (CH. E. ALLEN, Science, N. S. Vol. 46, p. 466, 1917, für *S. Donellii* und M. A. SCHACKE, ibid. Vol. 49, p. 218, 1919, für *S. texanus*, zitiert nach G. TISCHLER).

Eine zweite Gruppe von Beweisen liefert die *geschlechtsbegrenzte Vererbung*. Sie hat z. B. an den Fällen der Bluterkrankheit und der Farbenblindheit gezeigt, dass die neue Theorie, wie zu erwarten, auch für den Menschen gilt, und dass hier der Mann heterogametisch ist. Wie sicher solche Schlüsse sind, haben die Schmetterlinge bewiesen. Aus verschiedenen Vererbungsversuchen hatte man zunächst geschlossen, dass hier das *weibliche* Geschlecht heterogametisch sei. Später konnte J. SEILER das glänzend bestätigen durch die Entdeckung, dass das Weibchen ein Chromosom weniger hat, als das Männchen, und zweierlei Eier hervorbringt, solche mit und solche ohne ein Geschlechtschromosom.

An dritter Stelle sind die Ergebnisse zu nennen, die bei *Bastardierungen* zwischen *getrenntgeschlechtigen* Arten (mit Männchen und Weibchen) einerseits und *gemischtgeschlechtigen* (einhäusigen oder zwittrigen) Arten andererseits erhalten wurden. Solche Versuche haben, wenn wir von einem einzigen, später gefundenen Fall geschlechtsbegrenzter Vererbung absehen, bisher allein die Gültigkeit der neuen Theorie für die höheren Pflanzen dargetan.

Nach der Befruchtung ist entschieden, was für Keimzellen der neue Organismus hervorbringen wird, bei einem Tier also, was für Keimdrüsen es bilden wird. Hoden oder Eierstöcke. Das ist die *pri-*

märe Geschlechtsbestimmung. In vielen Fällen, z. B. bei den Insekten und Pflanzen, ist damit über die ganze weitere Entwicklung entschieden. In anderen Fällen, so bei den Wirbeltieren, wird ein Teil der Merkmale des Geschlechtes erst entfaltet unter der Mitwirkung der *Keimdrüsen*, durch Stoffe (Hormone), die diese hervorbringen. Wir können das die *sekundäre* Geschlechtsbestimmung nennen.

Nur die primäre finden wir z. B. bei den Schmetterlingen. Kastriert man, wie das OUDEMANS, KOPEČ und MEISENHEIMER getan haben, Raupen und transplantiert die Keimdrüsen des anderen Geschlechtes in sie, so bleibt das Aussehen der Tiere dasjenige, welches zu den *ursprünglich* vorhandenen Keimdrüsen gehört. Ein Männchen des Schwammspinners (*Lymantria dispar*) kann z. B. nach der Operation den Leib vollgepfropft mit Eiern haben und hat doch sonst das Schuppenkleid, überhaupt die sekundären Geschlechtscharaktere eines normalen Männchens. Führt man dagegen dieselben Operationen bei Ratten oder Meerschweinchen aus, wie das STEINACH getan hat, so erhält das Männchen, dem man die Hoden genommen und dafür Eierstöcke eingepflanzt hat, nicht nur den Habitus eines Weibchen, es nimmt auch dessen psychische Eigenschaften an.

Männchenbestimmer und Weibchenbestimmer werden beim heterogametischen Geschlecht bei einer Zellteilung, der Reduktionsteilung, geschieden. Man kann das, wenn zytologische Unterschiede zwischen den Geschlechtern vorhanden sind, direkt *sehen*. Damit ist aber schon gesagt, dass die beiderlei Keimzellen im Verhältnis 1 : 1, also *in gleichen Zahlen, angelegt* werden. Das lässt nun weiter erwarten, dass auch die beiden *Geschlechter* in gleichen Zahlen gefunden werden. *Der Mechanismus der Geschlechtsbestimmung verlangt, wenn er ganz ungestört verläuft, das »mechanische« Geschlechtsverhältnis 1 : 1.*

Tatsächlich findet man dies Zahlenverhältnis der Geschlechter nur ausnahmsweise annähernd genau. Fast stets ist das eine Geschlecht deutlich häufiger als das andere, und zwar in einem Masse, das für die Sippe oder Species charakteristisch ist.

Man hat darin ein Argument gegen die neue Theorie der Geschlechtsbestimmung zu finden gemeint. Mit Unrecht. Ich konnte schon damals, als ich sie 1907 durch meine Bastardierungsversuche mit *Bryonia dioica* und *alba* aufbauen half, darauf hinweisen, dass auch bei mendeelnden Bastarden die Zahlenverhältnisse zum Teil sehr auffallend von der Erwartung abweichen, aber nur durch *sekundäre*



Einflüsse, und dass solche gewiss auch die Verschiebungen des Zahlenverhältnisses 1 : 1 bei den Geschlechtern bedingten.

Am eingehendsten ist das Geschlechtsverhältnis beim Menschen untersucht. In allen Kulturländern übersteigt, wie die Volkszählungen zeigen, die Zahl der Mädchen und Frauen die der Knaben und Männer. In Deutschland kamen vor dem Krieg auf 100 männliche Individuen 102,3 weibliche, jetzt, nach dem Krieg, etwa 109. Bei den Lebendgeburten überwiegen dagegen umgekehrt die Knaben beträchtlich, wie allbekannt; auf 100 Mädchen werden in Deutschland etwa 105 Knaben geboren. Die verschiedenen Nationen weichen mehr oder weniger, meist nur unbedeutend, davon ab. In jeder ist das Verhältnis wieder etwas verschieden, wenn man Erstgeburten und spätere Geburten, eheliche und uneheliche Geburten etc. mit einander vergleicht. Untersucht man die Totgeburten, so ist die Zahl der Knaben auffällig grösser, und unter den Fehlgeburten sind noch viel mehr Knaben vorhanden, so dass man annehmen darf, auf 100 Mädchen werden etwa 125 Knaben konzipiert. Das wäre also das *primäre* Geschlechtsverhältnis beim Menschen, das sich dann immer mehr, auch noch nach der Geburt, zu Gunsten des weiblichen Geschlechtes verschiebt, bis schliesslich dieses überwiegt.

Es müssen also die knabenbestimmenden Spermatozoen irgend wie im Vorteil sein, da ja, wie wir wissen, der Mann heterogametisch ist. Der Vorteil kann verschiedene Ursachen haben. Es könnten z. B. die mädchenbestimmenden Spermatozoen während ihrer Ausbildung gegen schädigende Einflüsse empfindlicher sein, als die knabenbestimmenden, sodass zur Zeit der Befruchtung schon das *Zahlenverhältnis* der beiderlei Spermatozoen nicht mehr 1 : 1 wäre. Oder es könnten die Knabenbestimmer irgendwie *tüchtiger* für die Befruchtung sein, z. B. eine grössere Schnelligkeit entfalten, als die Weibchenbestimmer. Das hat z. B. LENZ angenommen und, wie SCHLEIP, damit in Zusammenhang zu bringen versucht, dass den männchenbestimmenden Spermatozoen das (für den Menschen übrigens noch nicht sicher nachgewiesene) Geschlechtschromosom fehle, und sie deshalb ihres geringeren Gewichtes wegen schneller schwimmen könnten.

Mit dem Menschen lässt sich nicht experimentieren, und die Statistik ist nur ein mangelhafter Ersatz dafür. Bei Tieren und Pflanzen müssen sich dagegen die Abweichungen vom mechanischen Geschlechtsverhältnis durch Versuche aufklären lassen. Ich habe die Lichtnelken.

*Melandrium album* und *rubrum* und Bastarde dieser beiden Arten, dafür gewählt, die ja, seit GIRON DE BUZAREIGNES, oft dazu gedient haben. Wie kaum eine andere diözische Versuchspflanze hat die Lichtnelke den Vorteil, dass man vom selben Elternpaar eine grosse Nachkommenschaft, viele Tausende, erhalten kann, aber, wie alle, auch den Nachteil, dass sich das Geschlecht erst sehr spät erkennen

lässt, frühestens, wenn die Blüten angelegt werden. Einstweilen wenigstens fand ich alles, was in der Literatur über sekundäre Geschlechtscharaktere angegeben wird, unzuverlässig. Selbst der Habitus der blühenden Pflanze kann täuschen. Ich habe schon aus diesem Grunde stets die Blüten selbst untersucht.

Zunächst sei mit einigen Worten der Bau der Blüten einer weiblichen *Melandrium*-Pflanze geschildert (Fig. 1). Entfernen wir Kelch und Krone, so finden wir den eiförmig-länglichen Fruchtknoten, am Grunde von Rudimenten der Staubgefässe umgeben, die gewöhnlich nur ganz winzig sind. Im Fruchtknoten sitzen an der zentralen Plazenta etwa 300 bis 400 Samenanlagen, gelegentlich etwas weniger oder noch etwas mehr, an 10 Längsleisten. Auf ihm stehen die langen Griffel, gewöhnlich 5 an Zahl. Die Narbenhaare bilden daran lange Streifen, die, am Grunde der Griffel schmal beginnend, nach oben immer breiter werden und an der Spitze der Griffel diese ganz umfassen. Auf diese Narbenhaare muss durch ein Insekt, etwa einen Schmetter-

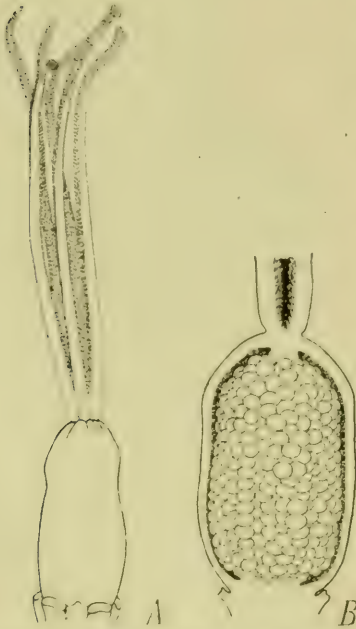


Fig. 1. *Melandrium*. A. Stempel aus der Blüte eines Weibchens, etwas vergrössert. B. Fruchtknoten, die Wand zur Hälfte weggenommen, um die freie, mittelständige Plazenta mit den vielen Samenanlagen und den Gewebestrang zu zeigen, der sie mit dem Dach des Fruchtknotens und den dort aufsitzenden Griffeln verbindet. Stärker vergrössert.

ling, der Blütenstaub einer männlichen Pflanze übertragen werden. Die Pollenkörner keimen an den Haaren, treiben ihre Schläuche in die Griffel, wachsen in diesen hinab bis zum Fruchtknoten und durch einen Gewebestrang, der, unter der Insertion der Griffel, das Dach des Fruchtknotens mit der Spitze des Trägers der Samenanlagen verbindet, zu den Samenanlagen, in denen sie dann die Eizellen befruchten.

Diese Befruchtung führt einer der beiden *Spermakerne* in den Pollenschläuchen aus. Diese Kerne sind natürlich die wirklichen weibchenbestimmenden und männchenbestimmenden Keimzellen. Da beide aber unter sich zweifellos in ihren erblichen Anlagen übereinstimmen, kann man auch von weibchenbestimmenden und männchenbestimmenden *Pollenschläuchen* und *Pollenkörnern* sprechen, wie wir es im Folgenden tun werden. — Den experimentellen Beweis für die gleiche Veranlagung der beiden Spermakerne liefert die Bestäubung des rezessiven Elters mit dem Pollen eines einfachen mendelnden Bastardes beim Mais, wenn dabei «Xenien» entstehen. Die Embryobastarde und Endospermbastarde stimmen in ihrem erblichen Verhalten stets überein.

Das Geschlechtsverhältnis fand STRASBURGER für *Melandrium album* im Freien (bei Bonn) zu 43,8 Prozent Männchen und 56,2 Prozent Weibchen (an 10662 Pflanzen). Seine Kulturen geben, alle zusammen genommen, 43,7 Prozent Männchen und 56,3 Prozent Weibchen (11904 Pflanzen). SHULL ermittelte für seine Versuche insgesamt 43,1 Prozent Männchen und 56,9 Prozent Weibchen (11197 Pflanzen). Es überwiegen also stets die Weibchen, und die Zahlen stimmen unter sich auffallend gut überein.

Nach eigenen, früheren, unveröffentlichten Versuchen und den umfangreicheren SHULLS kann man aber von verschiedenen Elternpaaren Nachkommenschaften erhalten, die merklich, ja sehr auffallend verschiedene Verhältniszahlen für die Geschlechter geben. Daraus folgt, dass man Zahlen, die man mit einander vergleichen will, stets von ein und demselben Pärchen gewinnen muss. Wie notwendig diese, früher nicht beachtete Bedingung ist, haben die neuen Versuche wieder schlagend bewiesen.

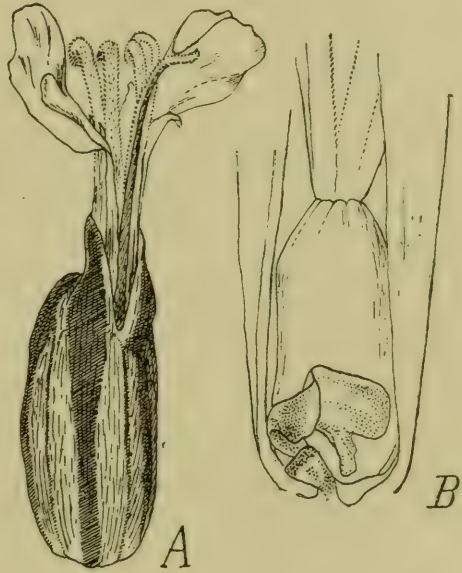


Fig. 2. *Melandrium album* + *rubrum*, f. *oligopetalum*. A ganze Blüte, mit 2 normalen Blumenblättern ( $\frac{5}{1}$ ). B dieselbe Blüte, nach Entfernung des Kelches. Zwischen den Nägeln der zwei normalen ein verkrüppeltes Blumenblatt ( $\frac{7}{1}$ ). Dr O. Römer gez.



Bei *Melandrium* sind die Männchen heterogametisch; es werden also zweierlei Pollenkörner und nur einerlei Eizellen gebildet. Das war schon aus meinen Bastardierungsversuchen mit *Melandrium* und der zwittrigen *Silene viscosa* zu schliessen und wurde durch den von E. BAUR entdeckten und von SHULL näher studierten ersten und bisher einzigen Fall geschlechtsbegrenzter Vererbung bestätigt. — Es wird das übrigens nicht der einzige bleiben; mir sind zwei weitere bekannt, von denen ich Ihnen wenigstens einen im Bilde vorführen will (Fig. 2). Für gewöhnlich hat die *Melandrium*-Blüte 5 verwachsene Kelchblätter, 5 freie Kronblätter und, je nach dem Geschlecht, 5 + 5 Staubblätter oder 5 verwachsene Fruchtblätter. Es giebt nun eine Sippe, bei der die Krone mehr oder weniger stark reduziert ist, ganz unabhängig von den übrigen Blattkreisen der Blüte. Beim selben Individuum sind dann bald alle 5 Petalen normal vorhanden, bald wird ein Petalum, bald mehr, selbst alle 5, verkrüppelt oder ganz rudimentär, sodass die sichtbare Krone 5- bis 0-blättrig ist. Diese Reduktion der Krone tritt aber nur beim *weiblichen* Geschlecht ein: die zugehörigen männlichen Geschwister zeigen davon nichts. Im einzelnen ist der Fall noch nicht ausgearbeitet.

Das starke Überwiegen der Weibchen legt nahe, anzunehmen, dass die weibchenbestimmenden Pollenkörner irgendwie im Vorteil sind, und da kommt man leicht zu der Annahme, sie keimten entweder schneller oder ihre Schläuche wüchsen rascher.

Ist dies der Fall, so muss es von Einfluss auf das Geschlechtsverhältnis der Nachkommenschaft sein, *wieviel Blütenstaub man auf die Narben bringt*, ob man mit sehr viel Pollen bestäubt oder mit sehr wenig, mit vielmal mehr Pollenkörnern, als Samenanlagen im Fruchtknoten vorhanden sind, oder mit gleichviel Körnern, oder mit noch weniger. Im ersten Fall steigern wir den Wettbewerb der verschiedenen schnellen Pollenschläuche um die Eizellen so sehr wie möglich, im zweiten heben wir ihn ganz auf.

Was bei dem Versuche herauskommen muss, machen wir uns am einfachsten durch ein Beispiel klar. Wir nehmen an, es fände ein Wettlauf von Knaben und Mädchen statt, durch den festgestellt werden soll, ob die einen oder die andern schneller liefen. Als Ziel sind 50 Sessel aufgestellt, auf die sich die Kinder bei der Ankunft sofort setzen, so lange noch freie Plätze vorhanden sind. Jede Galanterie ist natürlich ausgeschlossen.

Zunächst laufen zwei ganze Schulen, jede mit etwa 500 Kindern, gleichzeitig. Je nachdem man dann mehr Knaben oder mehr Mädchen auf den Sesseln findet, wird man mit Recht schliessen, dass die Knaben oder die Mädchen im Durchschnitt schneller sind.

Dann laufen ganz wenig Kinder, nur 50 oder noch weniger. Jedes Kind, auch das langsamste, wird schliesslich noch seinen Sitz bekommen. Man wird dann aus der Zahl der Knaben und Mädchen auf den Sesseln nur einen Schluss auf die Verhältniszahl ziehen können, in der sich die beiden Geschlechter am Wettlauf beteiligten, keinen auf ihre Schnelligkeit.

Sehen wir uns nun das Ergebnis der ersten einschlägigen Bestäubungsversuche an.

Zunächst verwenden wir sehr viel Pollen, so viel als die Narben fassen wollen, etwa so viel, wie in 10 bis 20 Antheren vorhanden ist, also etwa 25000 bis 50000 Körner, wenn (nach STRASBURGERS Ermittlung) die Anthere 2500 enthält. Die Nachkommenschaft, 2256 Individuen, setzt sich aus 68,35 Prozent Weibchen und 31,65 Prozent Männchen zusammen.

Dann bringen wir sehr wenig Pollen auf die Narbe; es mögen 400 Körner oder weniger sein. Die Nachkommenschaft, 2377 Individuen, besteht aus 56,22 Prozent Weibchen und 43,78 Prozent Männchen.

Verwendet man noch weniger Pollen, nur Spuren, zur Bestäubung, so dass die Mehrzahl der Samenanlagen unbefruchtet bleiben muss, so ändert das am Ergebnis nichts, wie weitere Versuche zeigten, und wie es leicht einzusehen ist. Wenn überhaupt einmal der Wettbewerb aufgehoben ist, hat die Zahl der Teilnehmer keinen Einfluss mehr.

*Mit sehr viel Pollen gab es also 12 Prozent mehr Weibchen als mit sehr wenig.* Die Differenz ist mehr als 8 mal so gross als ihr mittlerer Fehler und völlig sicher gestellt. Man muss aus dem Ergebnis der Versuche auf die Richtigkeit der oben gemachten Annahme, also auf eine grössere Schnelligkeit der weibchenbestimmenden Pollenschläuche schliessen, sei es im Keimen oder im weiteren Wachstum oder in beidem. Mir ist es wenigstens unmöglich, eine andere Erklärung zu finden.

Sie haben nun gewiss schon zwei Fragen auf der Zunge.

Einmal: Warum erhältst Du bei Verwendung auch der grösstmöglichen Pollenmengen nur 67 Prozent Weibchen und nicht noch mehr, warum nicht ausschliesslich Weibchen?

Darauf ist Folgendes zu antworten.

Zunächst ist doch nur die *durchschnittliche* Schnelligkeit der männchenbestimmenden und der weibchenbestimmenden Pollenschläuche verschieden. Man muss sich vorstellen, dass sich bei jeder der zwei Pollensorten für die Schnelligkeiten der Pollenschläuche eine Kurve konstruieren lässt, mit einer mittleren, häufigsten Schnelligkeit, und dass diese beiden Kurven sehr stark übereinander greifen, ihre Mittelwerte also nur wenig auseinander liegen. Ein schneller Männchenbestimmer wird rascher zum Ziel gelangen, als ein langsamer Weibchenbestimmer, genau wie ein schnellfüssiges Mädchen einen langsamen Knaben überholen wird, obschon im Durchschnitt die Knaben schneller laufen werden.

Trotzdem müsste sich im Versuch eine vollständige Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses zu Gunsten der Weibchen erreichen lassen, wenn man eine genügend grosse Zahl von Pollenkörnern, alle in der gleichen Entfernung, nicht allzunah dem Ziel, dem Fruchtknoten, anbringen und keimen lassen könnte. Das ist aber ausgeschlossen. Die Narben können keine unbegrenzte Zahl Pollenkörner aufnehmen (und die Griffel nicht beliebig viel Pollenschläuche). Vorallem aber bilden die Narben sehr lange und sehr schmale Streifen, deren eines Ende dicht am Fruchtknoten liegt, während das andere weit davon entfernt ist. Um bei unserem Vergleich zu bleiben ist es bei möglichst vollständiger Bestäubung der Narben gerade so, wie wenn sehr viele Knaben und Mädchen, gut durcheinander gestellt, auf einer *Strasse* zum Wettlauf antreten würden, die ersten nur 100 m, die letzten 1000 m vom Ziel entfernt. Auch dem schnellsten Läufer, der in 900 m Entfernung beginnt, wird es unmöglich sein, vor dem Ziel einen langsamen einzuholen, der durch den Zufall in nur 100 m Entfernung zu stehen kam und so eine Vorgabe von 800 m erhielt.

Je mehr Pollenkörner ich verwende, desto mehr spielt die Zufallsvorgabe eine Rolle, je mehr ich aber diese Vorgabe durch Beschränkung der Pollenkörner auf eine Querzone an den Griffeln zu verhindern suche, desto mehr schränke ich ihre Zahl und damit den Wettbewerb ein. Die Grösse und vorallem die Form der Narben bedingen also, dass die Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses zu Gunsten der Weibchen bald an einer unübersteigbaren Grenze ankommt, über die hinaus kein Fortschritt möglich ist.

Sie werden mich aber auch fragen: Warum erhältst Du bei dem Ausschluss jeglichen Wettbewerbes nicht gleichviel Männchen und Weibchen? Warum überwiegen auch dann noch diese letzteren?



Das kann nur darauf beruhen, dass die Weibchenbestimmer oder die weiblichen Embryonen irgend einen weiteren Vorteil haben. Die betreffenden Pollenkörner könnten während ihrer Fertigstellung resistenter gegen schädigende Einflüsse sein, oder die Embryonen. Während der Entwicklung gehen immer befruchtete Samenanlagen ein, es keimen lange nicht alle tauglich aussehenden Samen, und es sterben auch Pflanzen ab, ehe ihr Geschlecht festgestellt werden kann. Darunter könnten mehr Männchen als Weibchen sein, wie beim Menschen mehr Knaben als Mädchen vom Zeitpunkt der Konzeption ab zu Grunde gehen.

Im Übrigen verhalten sich nicht alle Elternpaare hierin gleich. Bei andern als den oben verwendeten habe ich nach Ausschluss jeden Wettbewerbes auch *gleichviel* Männchen und Weibchen erhalten, ja sogar etwas mehr Männchen als Weibchen.

Ein Beispiel mag ausreichen. Ein bestimmtes Weibchen gab nach Bestäubung mit sehr wenig Pollen 42 Kapseln mit 44 bis 111 guten Samen, aus denen 2640 Pflanzen erwuchsen. Davon waren 1342, also 50,83 Prozent, Männchen. Der mittlere Fehler ist etwa  $\pm 0,97$ . Die Bestäubung mit sehr viel Pollen gab in 7 Kapseln zwischen 314 und 445 Samen, aus denen 2355 Pflanzen hervorgingen, darunter 842 Männchen, also 35,75 Prozent. Der mittlere Fehler ist etwa  $\pm 1$  Prozent. Die Differenz macht 15 Prozent aus. Der Wettbewerb hatte also hier, wo die beiderlei Keimzellen sonst gleich begünstigt waren, eine besonders auffällige Wirkung.

Verwendet man eine mässig grosse Menge Pollen zur Bestäubung, so erhält man, wie zu erwarten, ein Geschlechtsverhältnis, das zwischen den Extremen, dem mit sehr viel und dem mit sehr wenig Pollen, liegt. Von denselben Elternpaaren, die für die ersten Versuche benutzt worden waren, wurde auch eine Nachkommenschaft aufgezogen, zu deren Erzeugung der Blütenstaub je *einer* einzelnen Anthere verwendet worden war, wo also etwa 2500 Körner auf die Narben einer Blüte kamen. Von den 1997 Pflanzen waren 784, also 39,36 Prozent, männlich. Die Zahl liegt so zwischen den Extremen, 31,65 und 43,78 Prozent Männchen, dass man aus ihr berechnen kann, das Maximum der Wirkung des Wettstreites werde schon bei der Verwendung von zwei und einer halben Anthere, etwa 6250 Pollenkörnern, erreicht. Vorausgesetzt ist dabei, dass eine Proportionalität zwischen der Pollenmenge und der Wirkung des Wettstreites besteht. Jedenfalls habe ich bei den Versuchen mit sehr viel Pollen viel zu grosse, unnötige

Mengen verwendet. Es handelt sich eben nicht darum, wie viel Pollenkörner überhaupt auf die Narben gebracht werden, sondern darum, wie viele die nötigen Keimungsbedingungen auf ihnen finden.

Hat man einmal gefunden, dass ein Wettbewerb um die Eizellen zwischen den männchenbestimmenden und den weibchenbestimmenden Keimzellen stattfindet, so kann man sich eine Reihe weiterer Versuche ausdenken, deren Ergebnis sich voraussagen lassen muss. Ich will hier nur zwei erwähnen. Beim ersten entsprach das Resultat vollständig der Erwartung, während es beim zweiten dahinter zurückblieb.

Kehren wir zu unserem Gleichnis eines Wettlaufes zwischen Knaben und Mädchen zurück. Am Ziel seien diesmal aber die 50 Sessel in der Richtung der Bahn, etwa in einer Doppelreihe, aufgestellt. Die zuerst ankommenden, schnellsten Kinder werden sich auf die ersten Plätze setzen. Je später ein Kind am Ziel ankommt, desto weiter muss es noch laufen, um einen freien Sessel zu finden, bis schliesslich alle von den 50 schnellsten Läufern besetzt sind. Laufen die Knaben im Durchschnitt schneller, so werden also auf der vorderen (proximalen) Hälfte der Sesselreihe vorwiegend Knaben sitzen. Von der mittleren Schnelligkeit und der Zahl der wettkampfenden Kinder hängt es ab, wie viel Knaben dort Platz finden werden, und ob auf der hinteren (distalen) Hälfte ebenfalls mehr Knaben oder mehr Mädchen vorhanden sein werden.

Demnach müssen wir einen Unterschied im Geschlechtsverhältnis zwischen den Nachkommen aus den Samen der oberen und denen der unteren Hälfte derselben *Melandrium*-Kapsel erwarten. Denn man darf annehmen, dass die ersten Pollenschläuche, die von oben aus den Griffeln durch den Verbindungsstrang zu dem Träger der Samenanlagen kommen (Fig. 1 B, S. 6), die obersten Samenanlagen befruchten werden, und die folgenden immer tiefer stehende, je später sie in den Fruchtknoten gelangen. Teilt man nun die Kapsel quer über, erntet die Samen des oberen und des unteren Abschnittes für sich und säet sie getrennt aus, so kann man in der Tat aus dem oberen Abschnitt mehr Weibchen erhalten, als aus dem unteren. In einem speziellen Fall, dem ersten derartigen Versuch, gaben die oberen Abschnitte der Kapseln (die etwa  $\frac{2}{5}$  der gesamten Samenzahl umfassten) unter 1502 Pflanzen 494, also 32,9 Prozent Männchen, die unteren Abschnitte (mit  $\frac{3}{5}$  der Gesamtzahl an Samen) unter 2030 Pflanzen 920, also 45,3 Pro-

zent Männchen. Der Unterschied, 12,4 Prozent, ist sicher gestellt. Ja, fast jede einzelne der 30 Kapseln zeigte den grösseren Reichtum an Weibchensamen im oberen Kapselabschnitt.

Sie werden mich auch hier wieder fragen: Warum hast Du keinen grösseren Unterschied zwischen den beiden Kapselabschnitten erhalten? Vorallem: Warum gab es aus den oberen Abschnitten nicht noch viel mehr Weibchen?

Daran ist wieder verschiedenes Schuld.

Zunächst hatte ich so viel Pollen zur Bestäubung verwendet, als in einer Anthere enthalten ist, also *zu viel*. Denn am schärfsten muss der Unterschied der beiden Abschnitte dann hervortreten, wenn nur so viel Pollenkörner auf den Narben sind, dass gerade alle Samenanlagen befruchtet werden.

Dann ist wieder daran zu denken, dass ja nur ein *durchschnittlicher* Unterschied in der Schnelligkeit der männchenbestimmenden und der weibchenbestimmenden Pollenschläuche vorhanden ist, und die Zufalls-Vorgabe ebenso einen Einfluss haben wird.

Endlich wird beim Befruchten der Samenanlagen von den Pollenschläuchen die Reihenfolge von oben nach unten am Träger nicht so streng eingehalten, wie man es von vornherein erwarten könnte. Es lässt sich das zum Beispiel so zeigen, dass man mit Spuren von Pollen bestäubt und die unreifen Kapseln untersucht. Man sieht dann, dass die wenigen Samenanlagen, die sich weiter entwickelt haben, zwar an der oberen Hälfte des Trägers zu sitzen pflegen, dass es aber durchaus nicht *nur* die obersten sind, und auch nicht *alle* obersten.

In anderer Weise lehrt der folgende Versuch das gleiche. Wir bestäuben ein *weissblütiges Melandrium* zunächst mit sehr wenig Pollen des *rotblühenden M. rubrum* und dann, nach vierundzwanzig Stunden, sehr reichlich mit dem Blütenstaub eines *weissblühenden* Männchens. Zunächst entstehen also rotblühende Bastarde, dann weissblühende Nachkommen. Ernten wir nun wieder das obere Drittel der Kapseln getrennt, so gehen aus ihm zwar viel mehr rotblühende Bastarde hervor, als aus dem mittleren und unteren Drittel zusammen. Aber sie sind nicht ausschliesslich in ihm entstanden. Es blühen auch Pflanzen aus den mittleren und unteren, zusammen geernteten Dritteln rot. Ich fand unter 851 Pflanzen aus oberen Dritteln 352, also 41,5 Prozent, rot, und von 1856 Pflanzen aus den dazugehörigen mittleren und unteren Dritteln 145, also 7,8 Prozent, rot. Insgesamt waren 497 rot, davon fielen 71 Prozent auf die oberen und 29 Prozent auf die mittleren und unteren Drittel.



Die spärlichen Pollenkörner des *Melandrium rubrum* haben also, trotz des grossen Vorsprunges, der ihnen gegeben worden war, nicht die Samenanlagen von oben nach unten ganz der Reihe nach im oberen Drittel befruchtet. Sie haben mehr als die Hälfte der dort befindlichen Samenanlagen unbefruchtet gelassen und dafür noch fast 8 Prozent des mittleren und unteren Drittel aufgesucht. Wie die Schläuche der *rubrum*-Pollenkörner werden sich auch die erstankommenden weibchenbestimmenden Pollenschläuche verhalten.

Nun zu dem anderen Versuche.

Es liegt nahe, die grössere Geschwindigkeit der Schläuche der Weibchenbestimmer so nachzuweisen, dass man nur die ersten, die in den Fruchtknoten dringen, befruchten lässt. Man wartet nach der Bestäubung eine gewisse Zeit, die durch Probieren leicht festzustellen ist, und schneidet dann die Griffel knapp über dem Fruchtknoten ab. Aus den so erhaltenen Samen gingen zwar mehr Weibchen hervor als aus denen der Kontrollversuche, aber nicht so viel mehr, als ich erwartet hatte. In einem Fall erhielt ich z. B. 73,27 Prozent Weibchen (unter 449 Pflanzen), beim Kontrollversuch, nach Bestäubung mit dem Pollen einer ganzen Anthere, 62,95 Prozent Weibchen. Ein andermal waren, nach rechtzeitigem Stutzen, unter 1016 Pflanzen 69,49 Prozent Weibchen; wenn das Stutzen unterblieben war, befanden sich unter den 5185 Nachkommen 55,78 Prozent Weibchen.

Dass der Erfolg nicht grösser war, erklärt sich wieder dadurch, dass nur die *mittlere* Geschwindigkeit der weibchenbestimmenden Schläuche grösser ist als die der männchenbestimmenden. Eine Voraussetzung für das ideale Gelingen des Versuches ist dann, dass man die Pollenkörner alle ungefähr in gleicher Entfernung vom Fruchtknoten auf die Narbenstreifen bringt. Je weiter entfernt von der Insertion der Griffel das geschieht, desto besser wird durch die grössere Länge des Weges für den Vorteil der schnelleren Schläuche gesorgt. Der Blütenstaub von *Melandrium* ist nun aber ziemlich locker-pulverig, und es sind bei den Versuchen gewiss Körner am Narbenstreifen herabgefallen und haben so eine Zufalls-Vorgabe erhalten, die auch den langsameren (männchenbestimmenden) unter ihnen erlaubte, Befruchtungen auszuführen, ehe die Griffel abgeschnitten wurden. Der Auslese der ersten im Fruchtknoten ankommenden Pollenschläuche durch das Stutzen der Griffel wirkt die Aufhebung des Wettbewerbes durch ganz kleine Pollen-

mengen entgegen, die eine ungewollte Vorgabe erhalten. Die Schuld liegt an der Streifenform der Narben.

Richtiger wäre es auch gewesen, die zu stützenden Griffel mit ziemlich viel, die Kontrollgriffel nur mit sehr wenig Pollen zu belegen, statt, wie es geschehen ist, stets die gleiche Pollenmenge, den Inhalt einer Anthere, zu benützen.

Wir dürfen also als bewiesen ansehen, dass die Abweichungen vom mechanischen Geschlechtsverhältnis 1:1 bei *Melandrium* dadurch zu Stande kommen, dass die weibchenbestimmenden Pollenkörner im Durchschnitt die generativen (und Sperma-) Kerne irgendwie rascher zu den Eizellen befördern, als die männchenbestimmenden, durch rascheres Keimen oder schnelleres Wachstum der Pollenschläuche oder durch beides zugleich.

Die Versuche bilden einen neuen Beweis, den vierten, für die Richtigkeit der vorgetragenen Theorie der Geschlechtsbestimmung. Denn sie lassen sich nur so erklären, es würden zweierlei Pollenkörner gebildet, und diese Zwiefaltigkeit hänge zusammen mit der Entscheidung darüber, ob das männliche oder das weibliche Geschlecht entsteht.

Wir erhalten nun auch einen neuen Weg, auf dem sich wohl zuweilen entscheiden lassen wird, ob die neue Theorie für eine bestimmte zweihäusige Pflanze gilt, und ob das männliche Geschlecht die zweierlei Keimzellen hervorbringt. Entscheidend ist natürlich nur ein *positives* Resultat, eine Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses schon allein durch Abänderung der Pollenmenge, mit der bestäubt wird. Ein solcher Versuch ist bereits im Gang.

Sehr wichtig ist, dass der mittlere Unterschied in der Schnelligkeit zwischen den männchenbestimmenden und den weibchenbestimmenden Pollenschläuchen offenbar bei verschiedenen Elternpaaren *verschieden gross* sein kann. Ja in einzelnen Fällen ist er so klein, dass es fraglich bleibt, ob er überhaupt vorhanden ist. So gaben in einem Versuch die oberen Abschnitte der Kapseln 1510 Nachkommen, von denen 43,18 Prozent Männchen waren, die unteren Abschnitte 3676 Pflanzen, unter denen sich 44,14 Prozent Männchen befanden, also nur 1,46 Prozent mehr. Und bei einem Stutzversuch befanden sich unter den 1541 Nachkommen 50,75 Prozent Weibchen, während die aus 924 Pflanzen bestehende Kontrolle 49,89 Prozent Weibchen gab, also nur 0,86 Prozent weniger. Beide Male waren die

Bedingungen für einen Wettbewerb gegeben, blieben aber so gut wie wirkungslos. Das kann wohl nur darauf beruhen, dass hier gar keiner stattfand, und beiderlei Pollenkörner sich gleich verhielten.

Fast gleichzeitig mit den ersten Versuchen über den Wettbewerb der Pollenkörner bei *Melandrium* sind Arbeiten von HERIBERT-NILSSON<sup>1</sup> und RENNER (1917) erschienen, in denen derselbe Wettstreit um die Samenanlagen für die zweierlei Pollenkörner gewisser Oenotheren nachgewiesen wurde. HERIBERT-NILSSON hat dafür die spezielle Bezeichnung »Zertation« geprägt, statt des von mir benützten, mehr allgemeinen Ausdruckes »Konkurrenz«. Ich selbst hatte schon 1902 eine ungleiche Schnelligkeit der beiderlei Pollensorten als einen der Wege bezeichnet, auf dem bei einem einfachen mendelnden Bastarde ein Zahlenverhältnis der Nachkommen erklärt werden könne, das stark von der Erwartung abwich (CORRENS 1902, S. 167).

RENNER (1919 a und b) ist es möglich gewesen, die beiderlei Pollenkörner und Pollenschläuche bei *Oenothera* an ihren Stärkekörnern zu unterscheiden, während bei *Melandrium*, einstweilen wenigstens, kein Kriterium gestattet, die männchenbestimmenden und die weibchenbestimmenden Körner auseinander zu halten.

Bei den bisher besprochenen Versuchen mit *Melandrium* liess sich durch Benützung des Wettstreites zwischen den zweierlei Keimzellen des männlichen Geschlechtes eine Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses zu Gunsten des weiblichen Geschlechtes erreichen. Es ist mir aber bei derselben Versuchspflanze auch gelungen, den entgegengesetzten Erfolg, eine Verschiebung zu Gunsten des männlichen Geschlechtes, zu erzielen, und zwar durch *Alternlassen* der Keimzellen. Das hatte schon STRASBURGER versucht, aber ohne Ergebnis.

Das Alter der *Eizellen* hatte bis jetzt auch bei meinen Experimenten keine erkennbare Wirkung. Blüten, die nach dem vierten oder fünften Tag nach dem Aufblühen nicht mit Pollen belegt worden waren, fielen meist ab. Man kann also nicht sehr lange mit der Bestäubung warten. Unter 3028 Pflanzen, die aus ganz jungen Eizellen hervorgegangen waren, waren 1320, also 43,6 Prozent Männchen, und unter 3708, die von sehr alten Eizellen abstammten, 45,0 Prozent.

<sup>1</sup> N. HERIBERT-NILSSON hat über seine Versuche zusammenfassend in dieser Zeitschrift, Bd. I, Heft 1 berichtet (Zuwachsgeschwindigkeit der Pollenschläuche und gestörte Mendelzahlen bei *Oenothera Lamarckiana*, I. c. S. 41).



Dagegen hatte das Alter der *Pollenkörner* Einfluss. Selbstverständlich deckt es sich nicht mit dem Alter der befruchtenden Sperma-kerne, die ja erst nach der Keimung der Pollenkörner aus dem generativen Kern entstehen. Es ist aber leicht verständlich, dass die Beschaffenheit des Mutterkernes für seine beiden, ja nur kurzlebigen Tochterkerne, die Sperma-kerne, Bedeutung haben kann.

STRASBURGER verwandte 8-tägigen und 13-tägigen Pollen und erzielte damit, wie gesagt, keine Verschiebung. Ich konnte, nach genügend langsamem Trocknen und sorgfältiger Aufbewahrung über Natronkalk, noch mit 120 Tage altem Blütenstaub Befruchtungen und mit 110 Tage altem blühende Pflanzen erhalten.

Je älter der Pollen wird, desto schlechter wird freilich der Ansatz. Bis zu 80 Tagen hatte ich noch mit dem Inhalt *einer* Anthere einigen Erfolg, bei einer bestimmten Versuchspflanze z. B. an 14 Blüten im Durchschnitt 30 Befruchtungen pro Blüte. Den ganz alten Pollen brachte ich in grossen Mengen auf die Narben, ohne von jeder so behandelten Blüte auch nur eine Kapsel mit tauben Samen zu erhalten. Dabei ist freilich zu berücksichtigen, dass eine befruchtete Samenanlage, oder auch einige wenige, nicht genügen, den Fruchtknoten zu dauernder weiterer Entwicklung zu bringen. Es spielt auch hier das »Reifungsminimum« eine Rolle, der Quotient *befruchtete Samenanlagen: vorhandene Samenanlagen*, bei dem eben Fruchtbildung mit dem Minimum an reifen Samen eintritt (CORRENS 1916, S. 19).

Auch nach reichlichster Bestäubung und bei den günstigsten Weibchen konnte ich bei meinen Zählungen nie alle Samenanlagen weiter entwickelt finden. Mindestens 9 Prozent waren immer ganz unentwickelt, also gewiss unbefruchtet geblieben. Die weiterentwickelten liessen sich bei den reifen Kapseln nach dem Aussehen — ob prall oder mehr oder weniger kantig-faltig — in drei Klassen bringen: ganz gute, sicher taube und fragliche, wobei diese letzten fast immer am seltensten waren. Keimversuche lehrten, dass von den guten Samen auch unter den günstigsten Bedingungen lange nicht alle keimten, und dafür gelegentlich ein etwas faltiger doch aufging. Das Aussehen gab also keine völlig sichere Auskunft über die Keimfähigkeit.

Nach der Bestäubung mit frischem Pollen ist die Zahl der Samen überhaupt am grössten, und die der fraglichen und tauben Samen am geringsten; sie macht bei normalen Weibchen nur einige Prozente aus. Je älter der Pollen wird, desto weniger Befruchtungen gelingen, wie schon gesagt, und desto mehr befruchtete Samenanlagen bleiben

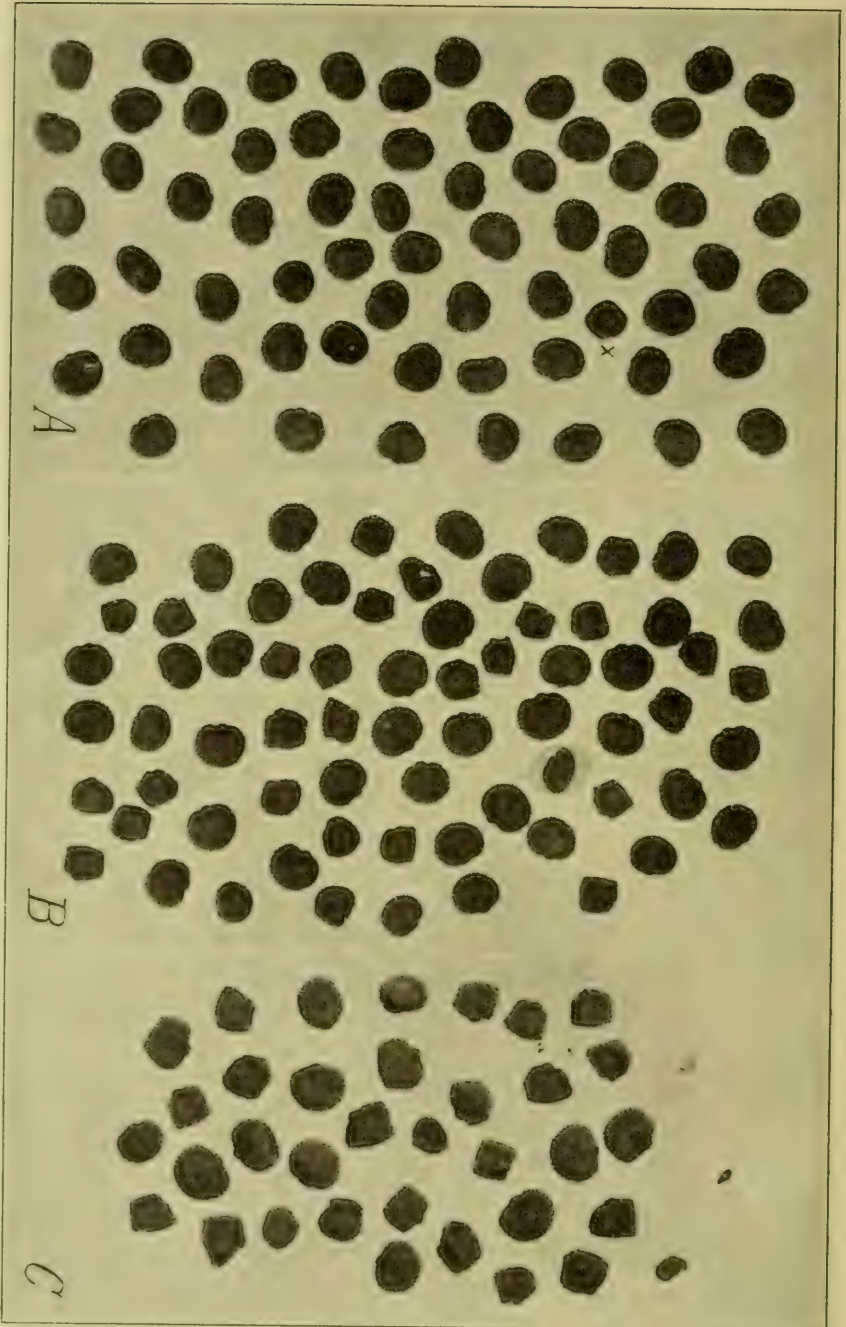


Fig. 3. *Melandrium*. Samen vom selben Elternpaar, aber bei A der Pollen ganz frisch, bei B 59 Tage alt, bei C 80 Tage alt. Bei A und B ein Teil des Inhaltes einer Kapsel, bei C der gesamte Inhalt. Man beachte die Zunahme der schlechten, fälligen Samen; bei A ist nur einer (bei ) vorhanden. Vergr.  $\frac{1}{10}$ . Photogr. E. Lau.

während der weiteren Entwicklung stecken, so dass immer mehr taube Samen vorhanden sind. Die Zahl der fraglichen nimmt lange nicht im selben Masse zu. Mit ganz altem Pollen werden nur noch einzelne gute Samen ausgebildet, im oben erwähnten speziellen Fall 7 bis 8 pro Kapsel, von denen aber nur je zwei blühende Pflanzen gaben.

Als Fig. 4 A und B sind zwei Kurven wiedergegeben, die die Abnahme der Zahl der guten und fraglichen Samen in Prozenten der überhaupt weiterentwickelten Samenanlagen darstellen und damit die

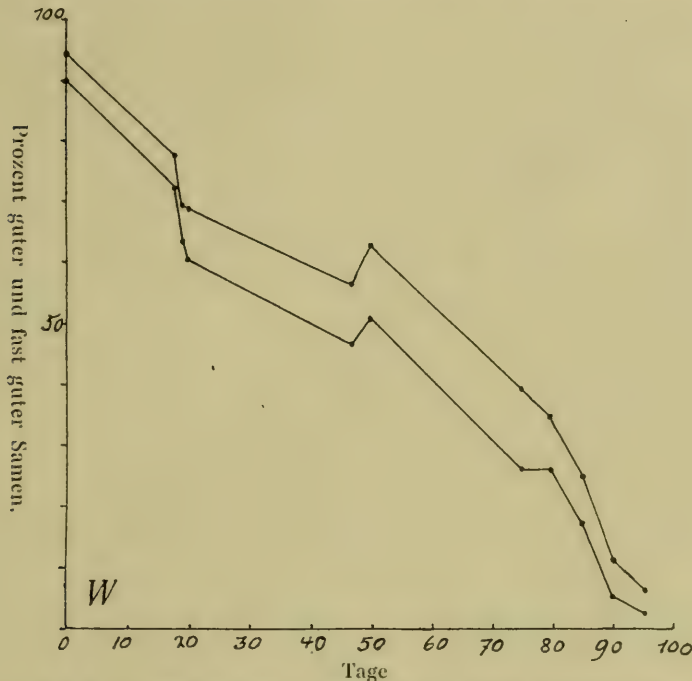


Fig. 4 A. *Melandrium*. Abnahme der guten (untere Kurve) und guten + fraglichen (obere Kurve) Samen mit zunehmendem Alter des Pollens, in Prozenten der überhaupt weiterentwickelten (befruchteten) Samenanlagen. Versuchspflanze 499 W.

Zunahme der tauben mit dem Alter des Pollens gut zeigen. Bei der einen, 4 B, ist der scharfe und tiefe Sattel bei etwa 20 Tage altem Pollen und ein zweiter Sattel bei 55-tägigem sehr auffallend. Sie sind gewiss durch Fehler in der Aufbewahrung des Pollens bedingt, wie kleinere Knickungen, soweit diese nicht rein zufälliger Natur sind. Dadurch, dass mit dem Alter des Blütenstaubes der Ansatz immer schlechter wird, wird auch der Umfang und die Genauigkeit der Zählungen immer geringer. Theoretisch liesse sich dieser Fehler durch die Be-



stäubung von immer zahlreicheren Blüten ausgleichen; in der Wirklichkeit ist das wegen der beschränkten Blütenzahl nur in mässigem Umfange möglich.

Säet man nun die Samen aus, so erhält man um so mehr Männchen, mit je älterem Pollen sie erzeugt worden waren. Da ja der Ansatz mit dem Alter des Blütenstaubes rasch abnimmt, und schon durch eine Anthere 20-tägigen Pollens nur mehr die Hälfte der Samenanlagen befruchtet werden kann, muss bei den Kontrollversuchen mit ganz

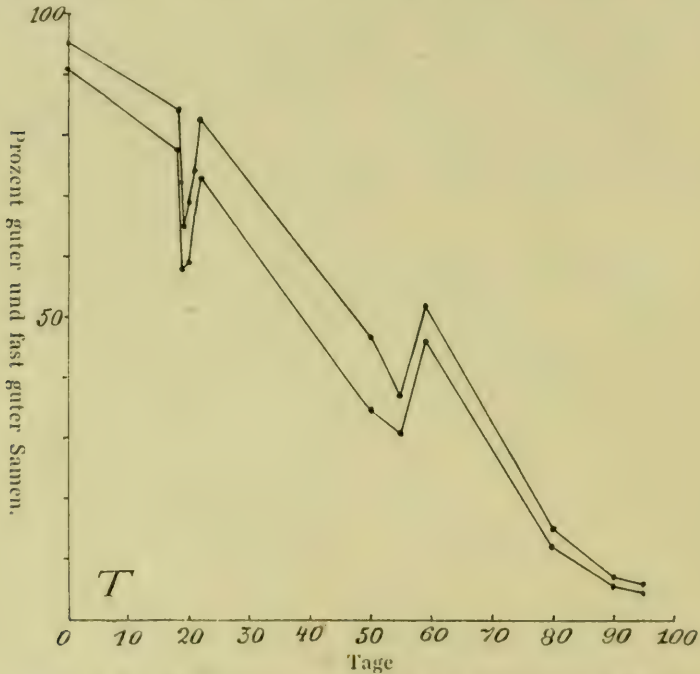


Fig. 4 B. *Melandrium*. Abnahme der guten (untere Kurve) und guten + fraglichen (obere Kurve) Samen mit zunehmendem Alter des Pollens, in Prozenten der überhaupt weiter entwickelten (befruchteten) Samenanlagen. Versuchspflanze 499 T.

frischem Pollen der Wettbewerb ebenfalls ausgeschlossen werden. Für solche Bestäubungen darf also nur »sehr wenig« Pollen verwendet werden.

Fig. 5 gibt die Resultate an dreien von meinen 6 Versuchspflanzen in Kurvenform übersichtlich wieder. Die starken Schwankungen gegen das Ende der Kurven sind durch die zuletzt sehr kleinen Zahlen bedingt, die für die Konstruktion benützt werden mussten. Bei Kurve T ist wieder die scharfe Einsattelung sehr deutlich, die sich,

durch einen Fehler in der Behandlung des Pollens bedingt, schon in der Kurve für die Prozentzahl guter Samen zeigte.

Wie das Altern auf den Blütenstaub wirkt, ist noch fraglich; wird sich auch wegen der grossen Zahl tauber Samen und aus anderen Gründen nicht so leicht entscheiden lassen. Am wahrscheinlichsten ist mir, dass die männchenbestimmenden Pollenkörner im Durch-

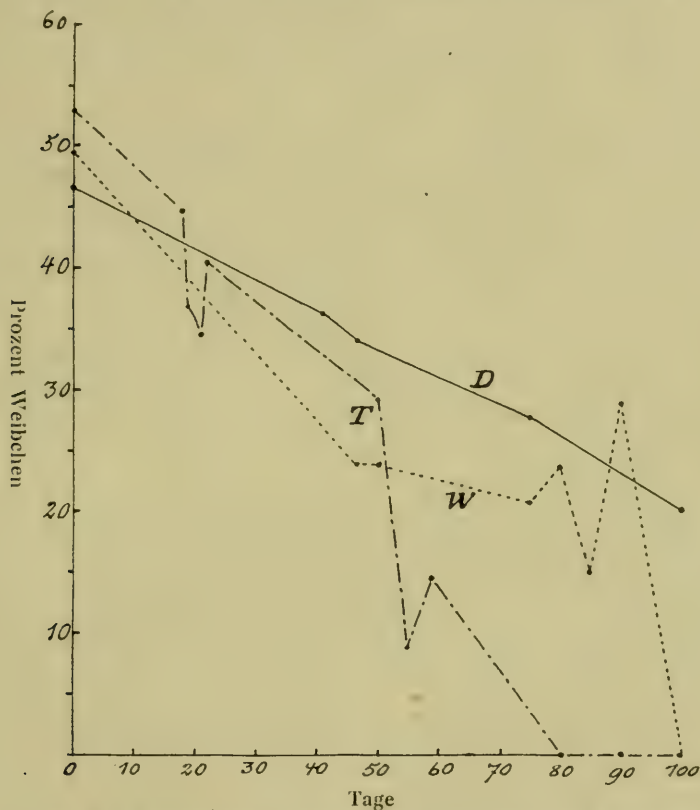


Fig. 5. *Melandrium*. (Zunahme der Männchen und) Abnahme der Weibchen mit zunehmendem Alter des zur Bestäubung benutzten Pollens.

schnitt lebenszäher sind, und ihre Zahl deshalb mit dem Altern relativ immer mehr zunimmt. Man kann sich auch vorstellen, dass diese grössere Zähigkeit in Zusammenhang mit ihrer geringeren Schnelligkeit, sei es im Keimen oder im Wachstum der Schläuche, steht. — Einige Beobachtungen sprechen dafür, dass sich die Wirkung des Alters nicht durch einen beliebigen anderen schädigenden Einfluss ersetzen lässt.

Als Nebenresultat stellte sich eine *Zunahme der Zwitter* mit dem Altern des Pollens heraus, wenn überhaupt bei den Versuchspflanzen die Neigung vorhanden war, solche hervorzubringen. Unter 1422 Pflanzen z. B., die durch Bestäubung von vier Weibchen mit altem Pollen eines Männchens entstanden waren, befanden sich 28 Zwitter, gleich 1,97 Prozent, während es unter 2327 Pflanzen, die von den gleichen Eltern stammten, aber durch Bestäubung mit sehr viel ganz frischem Pollen hervorgegangen waren, nur *einen* Zwitter, gleich 0,043 Prozent gab.

Die Versuche stimmen in ihrem Hauptergebnis ganz zu jenen allbekannten die R. HERTWIG mit Fröschen angestellt hat. Je älter hier die Eier wurden, ehe man sie befruchtete, desto mehr Männchen gingen aus ihnen hervor, bis schliesslich nur mehr Männchen erhalten wurden. Beim Frosch ist wahrscheinlich das weibliche Geschlecht heterogametisch und bildet männlichbestimmte und weiblichbestimmte Eier. Da aber so gut wie alle befruchtet werden und sich weiter entwickeln können, ist hier eine ungleiche Lebensfähigkeit als Ursache der Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses ausgeschlossen.

In welcher Richtung die Erklärung zu suchen sein dürfte, lehren die erst jüngst veröffentlichten Untersuchungen J. SEILERS (1920), die auch im Kaiser Wilhelm Institut für Biologie angestellt worden sind.

Bei der Psychide *Talaeporia* ist das weibliche Geschlecht sicher heterogametisch, und es ist auch ein sehr deutliches Geschlechtschromosom vorhanden, das bei der Reifeteilung oft hinter den Autosomen herhinkt. Das Weibchen hat 59, das Männchen 60 Chromosomen. Bleibt das Geschlechtschromosom im Ei, so entsteht ein Männchen, wird es aus dem Ei herausbefördert, ein Weibchen. Durch Untersuchung der Reifeteilung bei Eiern, die unter normalen Bedingungen gelegt worden waren, fand SEILER, dass das Geschlechtschromosom häufiger nach aussen als nach innen geht, und so für gewöhnlich mehr Weibchen als Männchen entstehen. Lässt man aber die Weibchen, und damit die Eier, so spät als möglich durch frischgeschlüpfte Männchen befruchten, so bleibt das Geschlechtschromosom häufiger *im* Ei, und es entstehen mehr Männchen. Die Zahlen sind noch klein, genügen aber, um das Ergebnis sicher zu stellen.

Derselbe Erfolg lässt sich durch erhöhte Temperatur erreichen, wenn man die Weibchen bei 40° C ihre Eier ablegen lässt. Es wird also durch Alter und durch Wärme (auch durch Kälte) irgendwie ein orientierender Einfluss auf das Geschlechtschromosom ausgeübt und



dadurch das Zahlenverhältnis der beiderlei Eier und der beiden Geschlechter verschoben.

Ein weiterer Weg, das Geschlechtsverhältnis zu ändern, besteht darin, dass man Keimzellen zusammen bringt, die nicht auf einander abgestimmt sind. R. GOLDSCHMIDT hat dies bei seinen bekannten Versuchen mit dem Schwammspinner, *Lymantria dispar*, erreicht, bei dem ebenfalls das weibliche Geschlecht die zweierlei Keimzellen hervorbringt. Es gibt von diesem Schmetterling deutsche und japanische Sippen, die sich z. T. an der Färbung unterscheiden lassen. Jede Sippe bringt, für sich gezüchtet, annähernd gleich viel Männchen und Weibchen hervor. Durch Bastardierung von deutschen mit gewissen japanischen Sippen lässt sich aber bewirken, dass auf dem Weg über Zwitterstufen schliesslich die Eier, aus denen eigentlich Weibchen werden sollten, ebenfalls Männchen geben, wie die Männchen-Eier, oder dass, bei anderen Kombinationen, die Eier, die Männchen geben sollten, auch zu Weibchen werden. Der Grund liegt darin, dass das zur Eizelle tretende, fremde Spermatozoon eine andere Valenz besitzt, als das Spermatozoon der eigenen Sippe, eine zu starke oder eine zu schwache.

Ich muss mir versagen, noch weitere Fälle sicher festgestellter und gemutmasster Verschiebungen des Geschlechtsverhältnisses zu besprechen. Zusammenfassend können wir sagen:

Das Geschlechtsverhältnis ist nichts unabänderliches, der Species oder Sippe inhärentes, wie man geglaubt hat. Gegeben ist einerseits, durch den Modus der (primären) Geschlechtsbestimmung, das »mechanische« Zahlenverhältnis 1 : 1 und andererseits das erblich festgelegte Verhalten der Keimzellen und Embryonen den äusseren Einflüssen gegenüber.

Nach dem Mitgeteilten kommt bei *Melandrium* das Geschlechtsverhältnis auf sehr verwickelte Weise zu stande, und doch übersehen wir gewiss erst einen Teil der Ursachen. Es hat erstens die Menge des Blütenstaubes, der auf die Narben kommt, einen Einfluss. Zweitens wirkt sein Alter. Drittens kann von vornherein, zur Zeit der Befruchtung, das Zahlenverhältnis der männchenbestimmenden und der weibchenbestimmenden Keimzellen verschieden vom Verhältnis 1 : 1 geworden sein, oder später die Resistenz der Zygoten männlichen und weiblichen Geschlechtes ungleich. Dabei sind diese Einflüsse von einander unabhängig und vorallem sind sie sehr verschieden wirksam. Das beruht auf der sehr verschiedenen erblichen

Veranlagung, z. B. auf einen bald grösseren, bald kleineren bis fehlenden Unterschied in der mittleren Geschwindigkeit, mit der die männchenbestimmenden und die weibchenbestimmenden männlichen Keimzellen zu den Eizellen gelangen.

Kehrt ein bestimmtes, durchschnittliches Zahlenverhältnis der beiden Geschlechter immer wieder, bei *Melandrium* und überhaupt, so bald nur genügend grosse Zahlen vorliegen, so ist das dadurch bedingt, dass immer dieselben Kombinationen der äusseren Einflüsse in derselben Häufigkeit wiederkehren und auf ein Material wirken, das genotypisch ungefähr gleich zusammengesetzt bleibt. Viele Einflüsse fallen noch unter den Begriff Zufall und werden es zum Teil wohl immer tun. Und das ist ganz gut.

#### ZITIERTE LITERATUR.

1. CORRENS, C. 1902. Scheinbare Ausnahmen von der Mendelschen Spaltungsregel für Bastarde. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. XX, S. 157.
2. — 1905. G. MENDEL'S Briefe an C. NÄGELI. Abhandl. d. K. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. zu Leipzig, math.-phys. Kl. XXIX, III. S. 189.
3. — 1916. Über den Unterschied von tierischem und pflanzlichem Zwittertum. Biol. Centralbl. XXXVI Bd., S. 12.
4. CORRENS, C. und GOLDSCHMIDT, R. 1913. Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes. Berlin.
5. GOLDSCHMIDT, R. 1920. Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin.
6. HERIBERT-NILSSON, N. 1920. Zuwachsgeschwindigkeit der Pollenschläuche und gestörte Mendelzahlen bei *Oenothera Lamarckiana*. Hereditas I, S. 41.
7. RENNER, O. 1917. Versuche über die gametische Konstitution der Önotheren. Zeitschr. f. indukt. Abstamm. u. Vererbungslehre, Bd. XVIII.
8. — 1919 a. Über Sichtbarwerden der Mendelschen Spaltung im Pollen einiger Önotheren. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. XXXVII, S. 128.
9. — 1919 b. Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger Önotheren. Zeitschr. f. Botan. XI. S. 305.
10. SEILER, J. 1920. Geschlechtsschrosomen-Untersuchungen an Psychiden, I. Experimentelle Beeinflussung der geschlechtsbestimmenden Reifeteilung bei *Talaeporia tubulosa* Retz. Archiv f. Zellforsch. XV. Bd. S. 249.
11. STRASBURGER, E. 1900. Versuche mit diöcischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsverteilung. Biolog. Centralblatt, XX Bd. S. 657.

# ÜBER MUTMASSLICHE PARTIELLE HETEROGAMIE BEI DEN SPELTÖID- MUTATIONEN DES WEIZENS

(UNTERSUCHUNGEN ÜBER SPELTÖIDMUTATIONEN  
BEIM WEIZEN III)

VON H. NILSSON-EHLE  
INSTITUT FÜR VERERBUNGSFORSCHUNG, ÅKARP, SCHWEDEN  
(With a summary in English)

---

## I. EINWIRKUNG PARTIELLER HETEROGAMIE AUF DIE ZAHLENVERHÄLTNISSE EINES MENDELNDEN MERKMALSPAARES.

MIT Heterogamie hat bekanntlich H. DE VRIES (1911) das Verhältnis bezeichnet, dass die weiblichen und männlichen Sexualzellen desselben Individuums verschiedene erbliche Eigenschaften tragen. Ohne auf die nähere Ursache der Erscheinung einzugehen, kann man die allgemeine Benennung Heterogamie auch für solche Fälle anwenden, wo innerhalb eines mendelnden Merkmalspaares das eine Glied (z. B.  $A$ ) mit den Eizellen, das andere Glied ( $a$ ) mit den Pollenzellen verbunden ist. Wenn dies ausnahmslos der Fall ist, kann man von totaler Heterogamie reden. Aus dem Heterozygoten  $Aa$  können dann wieder nur  $Aa$ -Abkömmlinge entstehen. Der Heterozygot ergibt m. a. W. ebenso wie ein Homozygot nach Selbstbefruchtung konstante Nachkommenschaft; seine heterozygotische Veranlagung kann erst durch Kreuzungen ermittelt werden.

Wenn dagegen nur *überwiegend* das eine Glied in die Eizellen, das andere in die Pollenzellen übergeht, kann man von *partieller Heterogamie* reden. In dem Falle entsteht nur ein vom gewöhnlichen Verhältnis  $1 : 2 : 1$  abweichendes Verhältnis, indem die Heterozygoten auf Kosten der Homozygoten zunehmen, wie die Schemata I und II veranschaulichen.

Die Vermutung liegt dann nahe, dass — wie SAUNDERS (1911) zuerst gezeigt hat (vgl. unten Kap. IV) — die Reduplikation einerseits von  $A$ -Eizellen, andererseits von  $a$ -Pollenzellen davon herrühren könne, dass bei dem betreffenden Heterozygoten ( $Aa$ )  $A$  von einer Eizelle,  $a$



von einer Pollenzelle eingeführt worden wäre. Umgekehrt sollte ein Heterozygot  $aA$ , wo  $a$  von einer Eizelle,  $A$  von einer Pollenzelle hereinkäme, Reduplikation von  $a$ -Eizellen und  $A$ -Pollenzellen ergeben.

Schema I. Heterozygot  $Aa$ .

♀	A	A	A	A	a
A	AA	AA	AA	AA	aA
a	Aa	Aa	Aa	Aa	aa
a	Aa	Aa	Aa	Aa	aa
a	Aa	Aa	Aa	Aa	aa
a	Aa	Aa	Aa	Aa	aa

Schema II. Heterozygot  $aA$ .

♀	A	a	a	a	a
A	AA	aA	aA	aA	aA
A	AA	aA	aA	aA	aA
A	AA	aA	aA	aA	aA
A	AA	aA	aA	aA	aA
a	Aa	aa	aa	aa	aa

Selbstbestäubung eines  $Aa$ -Heterozygoten und eines  $aA$ -Heterozygoten gibt die gleiche Nachkommenschaft. Die Heterogamie ist aber durch reziproke Kreuzungen zwischen dem  $AA$ - oder  $aa$ -Homozygoten und den Heterozygoten  $Aa$  und  $aA$  zu erkennen.

Es wird hier angenommen, dass das betreffende Merkmalsglied viermal so oft in die Eizellen, bzw. Pollenzellen, wie das andere übergeht. In dem Falle erhalten wir das Zahlenverhältnis 4 : 17 : 4 oder etwa 1 : 4 : 1, was schon von dem gewöhnlichen 1 : 2 : 1 erheblich abweicht. In extremeren Fällen können die Heterozygoten ganz überwiegend sein, die Homozygoten nur vereinzelt entstehen. Wenn gar keine Homozygoten gebildet werden, ist es jedoch natürlich immer fraglich, ob wirklich absolute Heterogamie oder nicht eine extrem hohe partielle Heterogamie vorliegt.

## II. DIE BEDEUTUNG DER ELIMINATION MÄNNLICHER GAMETEN FÜR DAS ZUSTANDEKOMMEN ABWEICHENDER ZAHLENVERHÄLTNISSE. SPELTOIDEN-REIHEN VOM A-TYPUS.

Es ist nun die partielle Heterogamie, die ich bei den Speltoidmutationen des Weizens gefunden zu haben glaube.

Die Grundlage dieser Annahme bilden die vom Verhältnis 1 : 2 : 1

stark abweichenden Zahlenverhältnisse, die in der Nachkommenschaft der Speltoidheterozygoten, den Speltoidenreihen, erhalten werden und die ich teilweise schon veröffentlicht habe (1917, Tab. 1—5, 1920, Tab. 2—4). Die Abweichungen sind in verschiedenen Speltoidenreihen sehr verschiedenartig, werden aber, wie jetzt gezeigt werden soll, in der Hauptsache von zweierlei Komplikationen verursacht. Die eine Komplikation ist Elimination männlicher Speltoidgameten von der Befruchtung. Diese Elimination kommt in allen Reihen, obwohl in höherem oder geringerem Grad, vor. Die zweite Komplikation ist die Heterogamie, die nur gewisse Speltoidenreihen kennzeichnet.

Da die heterogamen Reihen ohne Rücksicht auf die Elimination nicht aufgeklärt werden können, soll zuerst etwas über diese Komplikation gesagt werden. Die Elimination männlicher Speltoidgameten wurde zuerst konstatiert und ist in meiner ersten Abhandlung über die Speltoidmutationen (1917) behandelt worden. Einige neue Tatsachen in bezug auf die Elimination sollen hier zugefügt werden.

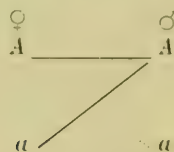
Wie ich in meiner Abhandlung 1920 gezeigt habe, umfasst die Mutation, die zum begrannnten Speltoiden führt, wahrscheinlich einen Komplex gekoppelter Erbfaktoren. Wir können aber hier davon wegsehen und den Komplex als *einen* Erbfaktor *A* behandeln, weil die zu diskutierenden Zahlenverhältnisse nur die drei Haupttypen betreffen, d. h. die Mutation (den begrannnten Speltoiden), den Normaltypus und deren Heterozygoten. Durch Mutation entsteht somit zuerst der Heterozygot *Aa* oder *aA*, der in seiner Nachkommenschaft den Normaltypus *AA*, die Heterozygoten *Aa* und *aA* und den begrannnten Speltoiden *aa* ausspaltet.

Zuerst (1917, 1920) habe ich dann bemerkt, dass der begrannnte Speltoid *aa* stets in zu geringer Menge gebildet wird, d. h. in geringerer Menge, als nach dem Verhältnis  $1 AA : 2 Aa + aA : 1 aa$  zu erwarten ist. Es wurde auch (1917) nachgewiesen, dass dies wesentlich darauf beruht, dass die *zur Befruchtung gelangenden Pollenzellen* mit *a*-Charakter weniger zahlreich als die Pollenzellen mit *A*-Charakter sind. In gewissen Fällen wurde diese Elimination der *a*-Pollenzellen so weit getrieben, dass keine oder fast keine *aa*-Individuen entstehen konnten, sondern nur *AA*- und *Aa*-Individuen. Es wurde angenommen, dass die Verminderung der Vitalität des *a*-Typus sich auf die männlichen Sexualzellen, die Pollenzellen, erstreckte, so dass diese weniger funktionstauglich als die normalen *A*-Pollenzellen wären (1917, S. 322—323, 328). Infolge der physiologisch minderwertigen Beschaffenheit der *a*-Pollenzellen träte m. a. W. eine Art selectiver Befruchtung ein.

indem die Befruchtung überwiegend oder ausschliesslich von den A-Pollenzellen ausgeführt würde. Wie ich in meiner Abhandlung 1920 (S. 296, Fussnote) erwähnt habe, ist jedoch bei meinen bisherigen Fällen die Elimination des *aa*-Typus (des begrenzten Speltoiden) niemals ganz vollständig gewesen, indem auch bei dem 1917 S. 306—309 beschriebenen extremen Sommerweizenfall der begrenzte Speltoid seitdem schliesslich, obwohl äusserst selten, entstanden ist. Eine ganz vollständige Elimination der *a*-Pollenzellen von der Befruchtung ist somit bei meinen Fällen vorläufig nicht nachgewiesen. Die Elimination ist stets, obwohl in sehr verschiedenem, geringerem oder höherem Grad, eine partielle gewesen, und könnte demnach in folgender Weise bildlich dargestellt werden.

Schema III.

Heterozygot  
*Aa* oder *aA*



*A*- und *a*-Gameten werden in gleicher Zahl gebildet, aber die *A*- und *a*-Eizellen werden überwiegend von *A*-Pollenzellen, seltener von *a*-Pollenzellen befruchtet. Infolgedessen werden einerseits die *aa*-Individuen weniger zahlreich als in normalen Fällen, andererseits die *AA*-Individuen im Vergleich mit den *Aa*-Individuen zahlreicher als sonst, wie ja auch die zuerst (1917) beschriebenen Spaltungszahlen deutlich erwiesen. Sichtbares Abortieren der *a*-Pollenzellen kam, wie ich 1917 hervorgehoben habe, in den untersuchten Fällen nicht vor, denn unter dem Mikroskop erschienen alle Pollenzellen des Normaltypus, der Heterozygoten und der begrenzten Speltoiden normal ausgebildet. Ob die *a*-Pollenzellen von der Befruchtung eliminiert werden infolge schlechter Keimung, verlangsamten Wachstums im Vergleich mit dem *A*-Pollen (Zertation nach HERIBERT-NILSSON 1920 a) oder anderer Ursachen, ist noch nicht erwiesen worden.

Die Annahme dass die partielle Elimination der *a*-Pollenzellen von der Befruchtung in Zusammenhang mit ihrer physiologischen Beschaffenheit stehe, wurde besonders darauf begründet, dass die Elimination um so stärker war, je mehr die Mutation vom Normaltypus abwich.



Im Falle der grannenlosen Speltoidmutation war die Elimination am schwächsten (1917, S. 313—315), in den Fällen der begrannnten Speltoidmutation stets grösser (1917, S. 319) und besonders gross beim Sommerweizen 0801 (1917, S. 308), wo schon die Heterozygoten erheblich stärker als sonst vom Normaltypus abweichen (1917, S. 324—325). Es kann jetzt zugefügt werden, dass der hierher gehörige Speltoid auch nach der Erwartung begrannt ist (vgl. 1920, S. 296, Fussnote).

Die physiologische Minderwertigkeit der  $\alpha$ -Pollenzellen ist seitdem aus anderen Gründen nur noch wahrscheinlicher geworden. Auffallend ist somit erstens, dass die Elimination der  $\alpha$ -Pollenzellen am stärksten dort ist, wo die Vitalität der Speltoidpflanze am schlechtesten ist: dem sehr schlechten, verkümmerten Speltoidtypus des Sommerweizens 0801 (1920, S. 296, Fussnote), dem schlechtesten bisher bekannten, entspricht, wie die reziproken Kreuzungen zeigen (1917, S. 311), die vollständigste bisher bekannte Elimination der  $\alpha$ -Pollenzellen; der begrannnte Speltoid wird nämlich hier am allerseltensten gebildet. Dies ist aber vollkommen verständlich, wenn mit der physiologischen Schwächung des diploiden  $aa$ -Typus auch eine physiologische Schwächung der männlichen  $\alpha$ -Gameten Hand in Hand geht.

Zweitens ist die bemerkenswerte Tatsache hier zu erwähnen, dass die Speltoidpflanzen (mit  $\alpha$ -Pollen), wenn sie in gemischtem Bestande mit Normalpflanzen und Heterozygoten wachsen, sehr leicht von diesen (durch ihr normales  $A$ -Pollen) befruchtet werden, was — wie es mir scheint — besonders stark die physiologische Überlegenheit des  $A$ -Pollens über das  $\alpha$ -Pollen hervorhebt. Vor Allem ist dies bei schwächeren Begrannntspeltoiden der Fall gewesen. So ergaben einige im Jahre 1920 angebaute Begrannntspeltoiden  $aa$ , die das Jahr vorher zwischen Normalpflanzen ( $AA$ ) und Heterozygoten ( $Aa$  oder  $aA$ ) gewachsen waren, in ihren Nachkommenschaften, infolge Befruchtung mit  $A$ -Pollen anderer Pflanzen, zahlreiche Vizinisten in Gestalt unbegrannnter Speltoidheterozygoten  $aA$  (Tab. 1).

Die Befruchtung mit  $A$ -Pollen von Nachbarpflanzen ist besonders stark bei den sehr schwachen Speltoiden 1—5, deren Schwäche auch an der geringen Individuenanzahl erkenntlich ist.

In Übereinstimmung damit steht auch, dass die ersten, verhältnismässig starken begrannnten Speltoiden aus Panzer- und Fylgia-weizen — wie ich schon früher (1917, S. 319) erwähnt habe — nach ihrer Isolierung aus dem spaltenden Bestande in ihrer Nachkommenschaft keine Vizinisten ergaben, sondern konstant blieben.

TAB. 1.

*Nachkommenschaften von in Mischung mit Normalpflanzen und Heterozygoten frei abgeblühten Begranntspeltoiden.*

Mutterpflanze	Speltoidenreihe	Nachkommenschaft	
		Begrannter Speltoid aa	Unbegrannter Speltoid-heterozygot aA (Vizinisten)
1. Begrannter Speltoid	6 aus Panzerweizen (vgl. Tab. 9)	0	2
2.       "       "	"       "       "       "       "       "	4	1
3.       "       "	"       "       "       "       "       "	6	4
4.       "       "	"       "       "       "       "       "	1	2
5.       "       "	"       "       "       "       "       "	8	2
6.       "       "	3       "       "       "       "       3—5	29	2
7.       "       "	"       "       "       "       "       "	17	0
8.       "       "	2       "       "       "       Abhandl.		
	1920, Tab. 2).....	10	1
9.       "       "	1 aus Panzer × Fylgia (vgl. Abhandl.		
	1920, Tab. 3).....	0	1

Auch die Zahlenverhältnisse der unten näher zu beschreibenden Speltoidenreihen von B- und C-Typus (vgl. Kap. III) können ohne Annahme der Elimination von *a*-Pollenzellen nicht erklärt werden (vgl. unten S. 46 und 55).

Die Schwächung der rezessiven *a*-Pollenzellen und ihre daraus folgende geringere Beteiligung an der Befruchtung ist um so wahrscheinlicher, als derartige Eliminationsfälle bei anderen Pflanzen schon früher bekannt sind. Zuerst hat CORRENS (1902, 1917) beim Mais abweichende Zahlenverhältnisse, wo die Rezessiven in zu geringer Menge gebildet werden, dadurch erklärt, dass das Pollen vom rezessiven Typus langsamer wächst und deshalb in geringerer Menge zur Befruchtung gelangt als das Pollen vom dominanten Typus. Bei *Oenothera* tritt nach HERIBERT-NILSSON (1911, 1920 a) und RENNER (1917) dieselbe Komplikation auf.

Für weiteren Nachweis der physiologischen Minderwertigkeit des *a*-Pollens der Weizenspeltoiden sind auch besondere Versuche jetzt im Gange. Ich werde deshalb später auf diese Frage, die ausserdem nicht das spezielle Thema dieser Abhandlung bildet, sondern nur als Einleitung dienen soll, näher zurückkommen. Vorläufig soll hier nur als Zusammenfassung hervorgehoben werden dass die 1917 gemachte

Annahme der physiologischen Minderwertigkeit des Speltoidpollens durch die späteren Versuchsergebnisse bisher in keiner Weise widerlegt, sondern vielmehr noch weiter bestätigt worden ist.

Diejenigen Speltoidenreihen, wo die abweichenden Zahlenverhältnisse lediglich durch physiologische Elimination männlicher Gameten

TAB. 2.

*Weitere Spaltungszahlen drei 1917 beschriebener Speltoidenreihen vom A-Typus.*

Mutterpflanze	Nachkommenschaft				
	Jahr und Nummer	Normaltypus	Unbegann-ter Speltoidheterozygot	Unbegann-ter Speltoid	Begann-ter Speltoid
Reihe 1 aus Extra-Squarehead II:					
Speltoidheterozygot aus 1916 .....	1918—176	28	68	19	—
» » » » .....	» 177	27	44	11	—
» » » 1918—176 .....	1920—827	57	67	11	—
» » » » » .....	» 828	58	85	19	—
Summe	—	170	264	60	—
Reihe 1 aus Panzerweizen:					
Speltoidheterozygot aus 1916 .....	1918—164	41	54	—	1
» » » » .....	» 165	40	52	—	6
» » » 1918—164 .....	1920—823	55	70	—	8
» » » » » .....	» 824	60	81	—	15
Summe	—	196	257	—	30
Reihe 1 aus Fylgiaweizen:					
Speltoidheterozygot aus 1916 .....	1917—37	26	35	—	7
» » » 1917—37 .....	1918—172	40	28	—	8
» » » » » .....	» 173	45	40	—	7
» » » 1918—172 .....	1920—825	45	52	—	24
» » » » » .....	» 826	42	81	—	29
Summe	—	198	236	—	75

von der Befruchtung erklärt werden können, werden hier als Reihen vom A-Typus bezeichnet. Ich werde unten im Kap. VI und VII auf das Verhalten solcher Reihen zurückkommen. In diesen Reihen hat Heterogamie nicht nachgewiesen werden können. Hierher gehören teils die in meiner Abhandlung 1917 beschriebenen Reihen aus Extra-



Squarehead II (1917, S. 312—314), aus Panzerweizen (Reihe 1; 1917, S. 318—319; vgl. auch unten S. 64) und aus Fylgiaweizen (1917, S. 318—319), teils einige neue, unten in Kap. VII erwähnte Speltoidheterozygoten. Dagegen hat die in meiner Abhandlung 1917 S. 306—311 beschriebene Speltoidenreihe aus dem Sommerweizen 0801 sich später als heterogam erwiesen (vgl. Kap. VII).

Die anscheinend nicht-heterogame Speltoidenreihe 1 aus Panzerweizen ergab in den Jahren 1915—1916 (vgl. meine Abhandlung 1917, S. 318—319) insgesamt 141 Normalpflanzen, 164 Heterozygoten, 24 Begrannspeltoiden. Die Reihe ist seitdem nur in geringem Masse weiter angebaut worden, hat sich aber immerfort in etwa gleicher Weise wie vorher verhalten (vgl. Tab. 2) und insgesamt 196 Normalpflanzen, 257 Heterozygoten, 30 Begrannspeltoiden ergeben. Die Reihe 1 aus Fylgiaweizen ergab in den Jahren 1915—1916 insgesamt 193 Normalpflanzen, 193 Heterozygoten, 23 Begrannspeltoiden, später (vgl. Tab. 2) 198 Normalpflanzen, 236 Heterozygoten, 75 Begrannspeltoiden. Die Reihe 1 aus Extra Squarehead II ergab 1914—1916 insgesamt 410 Normalpflanzen, 585 Heterozygoten, 186 grannenlose Speltoiden, später (vgl. Tab. 2) 170 Normalpflanzen, 264 Heterozygoten, 60 grannenlose Speltoiden.

### III. PARTIELLE HETEROGAMIE ALS ZWEITE KOMPLIKATION NEBEN ELIMINATION MÄNNLICHER GAMETEN.

#### A. SPELTOIDENREIHEN MIT ABNORMEM ÜBERGEWICHT VON HETEROZYGOTEN ÜBER NORMALPFLANZEN. SPELTOIDENREIHEN VOM B-TYPUS.

Durch die folgenden Versuche wurden aber in den Nachkommenschaften von Heterozygoten bei sehr grossem Materiale neue, abweichende Zahlenverhältnisse erhalten, für deren Zustandekommen die Minderwertigkeit des  $\alpha$ -Pollens als einziger Erklärungsgrund in keiner Weise mehr hinreicht. Es muss hier nebenbei auch eine zweite, prinzipiell vielleicht ganz verschiedene Komplikation vorhanden sein.

Diese zweite Komplikation ist in den Speltoidenreihen am deutlichsten zu spüren, wo die Heterozygoten in gar zu grosser Anzahl auftreten. Von derartigen Speltoidenreihen, die hier Reihen vom B-Typus genannt werden sollen, habe ich im Laufe der Untersuchungen mehrere Beispiele gefunden. Ich habe schon eine hierher gehörige Reihe (1920, Tab. 4, S. 295) veröffentlicht, die hier als Ausgangspunkt

dienen soll. Es ist aus dieser Tabelle ersichtlich, dass das Übergewicht der Heterozygoten über den Normaltypus von Anfang an beträchtlich gewesen ist. Dieses Übergewicht hat sich in vier Jahren und bei allen Nachkommenschaften regelmässig wiederholt. Infolge der Elimination der männlichen Speltoidgameten wäre zu erwarten gewesen, dass die Veränderung der Anzahl der Normalpflanzen in entgegengesetzter Richtung gegangen wäre, so dass sie mehr als die Hälfte der Heterozygoten oder sogar fast ebenso zahlreich wie diese gewesen wären. Statt dessen repräsentieren die Normalpflanzen weit weniger als die Hälfte der Heterozygoten. Insgesamt sind in der betreffenden Reihe 576 Normalpflanzen, 2228 Heterozygoten vorhanden, d. h. die Normalpflanzen betragen nur etwa ein Viertel der Heterozygoten.

In entsprechender Weise verhalten sich die anderen von mir bisher untersuchten Speltoidenreihen, bei denen die Abweichung vom Verhältnis 1 : 2 : 1 in Richtung gegen Vermehrung der Heterozygoten, d. h. der mittleren Gruppe, geht.

Eine Übersicht über die bei sämtlichen hierher gehörigen Reihen bisher erhaltenen Zahlenverhältnisse gibt die Tabelle 3. Die Speltoidenreihen 3<sub>b</sub>—3<sub>d</sub> sind Unterreihen von der Reihe 3, d. h. stammen aus demselben Originalheterozygoten wie diese. Die drei letzten Speltoidenreihen stammen dagegen aus neuen Originalheterozygoten. Die näheren Data dieser Reihen gehen aus Tab. 4—9 hervor.

TAB. 3.

*Zahlenverhältnis von Normaltypus und Heterozygoten in Speltoidenreihen vom B-Typus, mit abnormem Übergewicht von Heterozygoten.*

Speltoidenreihe	Anzahl von Nachkommenschaften	Anzahl von Pflanzen			Verhältnis Normaltypus: Heterozygot	Differenz vom Verhältnis 1 : 4
		Normaltypus	Heterozygoten	Summe		
Reihe 3 aus Panzerweizen (vgl. 1920, Tab. 4, S. 295)	40	576	2228	2804	1,027 : 3,973	0,027 ± 0,0378
„ 3 <sub>b</sub> „ „ (vgl. Tab. 4)	30	317	1300	1617	0,980 : 4,020	0,020 ± 0,0497
„ 3 <sub>c</sub> „ „ ( „ „ 5)	30	367	1440	1807	1,015 : 3,985	0,015 ± 0,0470
„ 3 <sub>d</sub> „ „ ( „ „ 6)	30	365	1304	1669	1,093 : 3,907	0,093 ± 0,0490
„ 4 „ „ ( „ „ 7)	32	372	1440	1812	1,026 : 3,974	0,026 ± 0,0470
„ 5 „ „ ( „ „ 8)	8	45	85	130	1,731 : 3,269	0,731 ± 0,1754
„ 1 „ Panzer × Vilhelmina (vgl. Tab. 9) ...	33	305	1476	1781	0,856 : 4,144	0,144 ± 0,0474

TAB. 4.

*Speltoidenreihe 3b aus Panzerweizen (vgl. 1920, Tab. 4, S. 295).*

Mutterpflanze	Jahr und Nummer	Nachkommenschaft					
		Normaltypus	Subcompactum	Unbegannter Speltoidheterozygot	Begannter Speltoidheterozygot	Unbegannter Speltoid	Begannter Speltoid
Unbegannter Speltoidheterozygot aus 1918—147	1920—649	16	—	53	—	—	—
» » » » »	» 650	10	—	61	—	—	—
» » » » »	» 651	12	1	58	—	—	1
» » » » »	» 653	14	—	50	—	—	—
» » » » »	» 654	8	—	55	—	—	—
» » » » »	» 655	17	—	56	—	—	1
» » » » »	» 656	10	—	64	—	—	—
» » » » »	» 657	15	—	46	—	—	1
» » » » »	» 658	12	—	44	1	—	—
» » » » »	» 659	12	1	54	—	—	1
» » » » »	» 660	19	1	30	—	—	1
» » » » »	» 661	9	—	45	—	—	—
» » » » »	» 662	12	—	53	—	—	1
» » » » »	» 663	15	—	47	—	—	—
» » » » »	» 664	7	—	39	1	—	1
» » » » »	» 665	10	—	41	—	—	—
» » » » »	» 666	11	—	38	—	—	—
» » » » »	» 667	6	—	48	1	—	—
» » » » »	» 668	4	—	34	—	—	1
» » » » »	» 669	18	—	38	—	—	2
» » » » »	» 670	15	1	30	—	—	—
» » » » »	» 671	9	—	49	—	—	1
» » » » »	» 672	10	—	41	—	—	—
» » » » »	» 673	10	1	31	—	—	1
» » » » »	» 674	5	—	36	—	—	1
» » » » »	» 675	4	—	37	—	—	—
» » » » »	» 676	8	—	40	—	—	—
» » » » »	» 677	4	—	32	—	—	—
» » » » »	» 678	9	—	31	—	—	—
» » » » »	» 679	6	—	19	—	—	—
Summe	—	317	5	1300	3	—	13
Subcompactum aus 1918—147 .....	1920—652	32	46	—	—	—	—
Normaltypus » » » .....	» 680	114	—	—	—	—	—



TAB. 5.

*Speltoidenreihe 3c aus Panzerweizen (vgl. 1920, Tab. 4, S. 295).*

Mutterpflanze	Nachkommenschaft						
	Jahr und Nummer	Normaltypus	Subcompactum	Unbegrannter Speltoidheterozygot	Begrannter Speltoidheterozygot	Unbegrannter Speltoid	Begrannter Speltoid
Unbegrannter Speltoidheterozygot aus 1918—150	1920—681	27	2	72	—	—	—
» » » » »	» 682	26	1	89	—	—	1
» » » » »	» 683	20	—	74	—	—	—
» » » » »	» 684	19	1	66	—	—	1
» » » » »	» 685	21	1	66	1	—	1
» » » » »	» 686	20	—	59	—	—	1
» » » » »	» 687	8	—	60	—	—	—
» » » » »	» 688	19	—	57	—	—	1
» » » » »	» 689	15	—	52	—	—	1
» » » » »	» 690	13	—	71	—	—	—
» » » » »	» 691	11	—	48	—	—	—
» » » » »	» 692	13	1	43	—	—	—
» » » » »	» 693	9	—	58	—	—	1
» » » » »	» 694	9	—	50	—	—	—
» » » » »	» 695	9	—	45	—	—	—
» » » » »	» 696	11	—	41	—	—	1
» » » » »	» 697	7	—	53	—	—	1
» » » » »	» 698	3	—	30	—	—	—
» » » » »	» 699	11	—	33	—	—	2
» » » » »	» 700	10	—	51	—	—	—
» » » » »	» 701	4	—	36	—	—	1
» » » » »	» 702	14	—	29	—	—	—
» » » » »	» 703	9	—	40	—	—	1
» » » » »	» 704	5	—	32	—	—	—
» » » » »	» 705	6	—	39	—	—	—
» » » » »	» 706	9	—	26	—	—	—
» » » » »	» 707	8	1	26	—	—	1
» » » » »	» 708	7	—	30	—	—	2
» » » » »	» 709	11	1	34	—	—	1
» » » » »	» 710	13	—	30	—	—	—
Summe	—	367	8	1440	1	—	17
Subcompactum aus 1918—150 .....	1920—711	11	4	1	4	—	—
Normaltypus » » » .....	» 712	74	—	2	—	—	—

TAB. 6.

*Speltoidenreihe 3d aus Panzerweizen (vgl. 1920, Tab. 4, S. 295).*

Mutterpflanze	Nachkommenschaft							
	Jahr und Nummer	Normaltypus	Subcompactum	Unbegannter Speltoidheterozygot	Begannter Speltoidheterozygot	Unbegannter Speltoid	Begannter Speltoid	
Unbegannter Speltoidheterozygot aus 1918—151	1920—713	16	1	69	—	—	1	
„ „ „ „ „	„ 714	10	—	73	—	—	1	
„ „ „ „ „	„ 715	13	2	53	—	—	—	
„ „ „ „ „	„ 716	16	—	67	—	—	—	
„ „ „ „ „	„ 717	12	1	53	—	—	—	
„ „ „ „ „	„ 718	12	—	58	—	—	—	
„ „ „ „ „	„ 719	10	—	56	—	—	—	
„ „ „ „ „	„ 720	15	1	62	—	—	1	
„ „ „ „ „	„ 721	10	1	46	—	—	—	
„ „ „ „ „	„ 722	14	—	50	—	—	—	
„ „ „ „ „	„ 723	11	1	51	—	—	1	
„ „ „ „ „	„ 724	12	—	55	—	—	—	
„ „ „ „ „	„ 725	12	—	47	—	—	1	
„ „ „ „ „	„ 726	14	2	51	—	—	—	
„ „ „ „ „	„ 727	16	—	40	—	—	1	
„ „ „ „ „	„ 728	14	1	41	1	—	—	
„ „ „ „ „	„ 729	12	—	42	—	—	—	
„ „ „ „ „	„ 730	8	—	25	—	—	—	
„ „ „ „ „	„ 731	11	—	36	—	—	—	
„ „ „ „ „	„ 732	15	1	42	—	—	1	
„ „ „ „ „	„ 733	14	1	32	—	—	—	
„ „ „ „ „	„ 734	11	—	36	—	—	—	
„ „ „ „ „	„ 735	12	1	27	—	—	2	
„ „ „ „ „	„ 736	7	1	31	—	—	2	
„ „ „ „ „	„ 737	14	—	36	—	—	1	
„ „ „ „ „	„ 738	15	—	24	—	—	—	
„ „ „ „ „	„ 739	10	—	24	—	—	1	
„ „ „ „ „	„ 740	4	—	31	—	—	—	
„ „ „ „ „	„ 741	12	—	25	—	—	1	
„ „ „ „ „	„ 742	13	1	21	—	—	—	
Summe	—	365	15	1304	1	—	14	
Subcompactum aus 1918—151 .....	1920—743	16	15	8	—	—	—	
„ „ „ „ „ .....	„ 744	6	6	1	—	—	—	
Normaltypus „ „ „ .....	„ 745	79	—	—	—	—	—	

TAB. 7.

*Speltoidenreihe 4 aus Panzerweizen (Panzerweizen II).*

Mutterpflanze	Nachkommenschaft						
	Jahr und Nummer	Normaltypus	Subcompactum	Unbegrannter Speltoidheterozygot	Begrannter Speltoidheterozygot	Unbegrannter Speltoid	Begrannter Speltoid
Originalspeltoidheterozygot (unbegrannt).....	1916—684	2	—	12	—	—	—
Unbegrannter Speltoidheterozygot aus 1916—684	1918—156	22	—	85	—	—	—
„ „ „ 1918—156	1920—587	18	1	63	—	—	—
„ „ „ „ „	„ 588	24	—	55	—	—	—
„ „ „ „ „	„ 589	16	—	81	—	—	—
„ „ „ „ „	„ 590	16	—	81	—	—	1
„ „ „ „ „	„ 591	14	1	65	1	—	—
„ „ „ „ „	„ 592	20	—	54	—	—	1
„ „ „ „ „	„ 593	16	—	65	—	—	—
„ „ „ „ „	„ 594	21	—	57	—	—	—
„ „ „ „ „	„ 595	10	—	65	—	—	—
„ „ „ „ „	„ 596	14	1	43	—	—	—
„ „ „ „ „	„ 597	15	—	28	—	—	—
„ „ „ „ „	„ 598	9	—	39	—	—	—
„ „ „ „ „	„ 599	15	—	39	—	—	1
„ „ „ „ „	„ 600	16	—	40	—	—	—
„ „ „ „ „	„ 601	10	—	39	—	—	—
„ „ „ „ „	„ 602	8	—	40	—	—	1
„ „ „ „ „	„ 603	5	1	59	—	—	—
„ „ „ „ „	„ 604	8	1	42	—	—	—
„ „ „ „ „	„ 605	6	—	39	—	—	1
„ „ „ „ „	„ 606	10	—	36	—	—	—
„ „ „ „ „	„ 607	12	—	35	—	—	—
„ „ „ „ „	„ 608	8	1	28	—	—	—
„ „ „ „ „	„ 609	7	—	30	—	—	—
„ „ „ „ „	„ 610	12	—	38	—	—	—
„ „ „ „ „	„ 611	8	—	35	—	—	—
„ „ „ „ „	„ 612	8	—	35	—	—	—
„ „ „ „ „	„ 613	6	1	34	—	—	—
„ „ „ „ „	„ 614	4	—	22	—	—	—
„ „ „ „ „	„ 615	5	—	36	—	—	—
„ „ „ „ „	„ 616	7	—	20	—	—	—
Summe	—	372	7	1440	1	—	5
Normaltypus aus 1918—156.....	1920—617	142	—	—	—	—	—



TAB. 8.

*Speltoidenreihe 5 aus Panzerweizen.*

Mutterpflanze	Jahr und Nummer	Nachkommenschaft					
		Normaltypus	Subcompactum	Unbegannter Speltoidheterozygot	Begannter Speltoidheterozygot	Unbegannter Speltoid	Begannter Speltoid
Originalspeltoidheterozygot (unbegannt).....	1916—701	1	—	10	—	—	—
Unbegannter Speltoidheterozygot aus 1916—701	1917—384	24	2	19	—	—	1
„ „ „ „ „	„ 385	6	—	13	—	—	—
„ „ „ „ „	„ 386	4	—	13	—	—	—
„ „ „ „ „	„ 387	—	—	2	—	—	—
„ „ „ „ „	„ 388	—	—	4	—	—	—
„ „ „ „ „	„ 389	4	—	12	—	—	—
„ „ „ „ „	„ 390	6	—	12	—	—	—
Summe	—	45	2	85	—	—	1
Normaltypus aus 1916—701 .....	1917—383	109	—	—	—	—	—

Aus den Übersichtszahlen der Tabelle 3 geht hervor, dass die Heterozygoten in den meisten Reihen etwa vier bis fünfmal so zahlreich wie die Normalpflanzen sind. Diese Eigentümlichkeit, d. h. das grosse Übergewicht von Heterozygoten, hat sich, so lange die Reihen bis jetzt fortgeführt wurden, wie Tab. 4—9 zeigen jedes Jahr und bei sämtlichen Nachkommenschaften — mit Ausnahme einer Nachkommenschaft der Speltoidenreihe 5 aus Panzerweizen (mit 24 Normalpflanzen : 19 Heterozygoten; vgl. Tab. 8) — beibehalten, so dass sie ein für allemal für die betreffenden Reihen charakteristisch zu sein scheint.

Dieses Übergewicht lässt sich nicht mehr aus irgend einer Art selectiver Befruchtung herleiten. Denkbar wäre allerdings, dass die  $\alpha$ -Pollenzellen in diesen Fällen die Befruchtung von  $A$ -Eizellen in normaler Weise ausführen könnten, die Befruchtung von  $\alpha$ -Eizellen dagegen nur in geringem Massstabe. Durch eine derartige partielle Homozygoten-Prohibition im Sinne HERIBERT-NILSSONS (1915, S. 28) würden die Heterozygoten an Anzahl zunehmen, so dass annähernd das Verhältnis 1 : 3 entstände (vgl. das Schema IV).

TAB. 9.

*Speltoïdenreihe 1 aus Panzer × Vilhelmina.*

Mutterpflanze	Nachkommenschaft					
	Jahr und Nummer	Normaltypus	Subcompactum	Unbegrannter Speltoïdheterozygot	Begrannter Speltoïdheterozygot	Unbegrannter Speltoïd Begrannter Speltoïd
Originalspeltoïdheterozygot (unbegrannt) .....	1918—135	7	—	35	—	—
Unbegrannter Speltoïdheterozygot aus 1918—135	1920—768	24	—	112	—	—
» » » » »	» 769	10	—	77	1	2
» » » » »	» 770	12	—	63	—	1
» » » » »	» 771	14	—	61	—	1
» » » » »	» 772	13	1	66	—	—
» » » » »	» 773	10	2	62	—	2
» » » » »	» 774	15	1	69	1	2
» » » » »	» 775	7	—	50	—	—
» » » » »	» 776	13	1	68	—	1
» » » » »	» 777	14	—	52	—	—
» » » » »	» 778	6	—	56	—	—
» » » » »	» 779	16	1	55	—	1
» » » » »	» 780	10	1	41	—	—
» » » » »	» 781	7	—	37	—	—
» » » » »	» 782	9	—	48	—	—
» » » » »	» 783	8	1	48	—	—
» » » » »	» 784	8	—	35	—	—
» » » » »	» 785	10	—	44	—	—
» » » » »	» 786	4	1	34	—	—
» » » » »	» 787	5	—	37	1	1
» » » » »	» 788	9	—	36	—	—
» » » » »	» 789	10	—	34	—	—
» » » » »	» 790	10	—	30	—	—
» » » » »	» 791	4	2	32	—	—
» » » » »	» 792	6	—	29	—	1
» » » » »	» 793	7	—	29	—	—
» » » » »	» 794	16	1	31	—	—
» » » » »	» 795	4	—	29	—	1
» » » » »	» 796	5	—	26	—	—
» » » » »	» 797	4	—	16	—	—
» » » » »	» 798	4	—	25	—	—
» » » » »	» 799	4	—	9	—	—
Summe	—	305	12	1476	3	3 11
Normaltypus aus 1918—135.....	1920—800	60	—	1	—	—

## Schema IV.



Diejenigen *a*-Eizellen (die meisten), die von *a*-Pollenzellen nicht befruchtet werden, werden statt dessen von *A*-Pollenzellen befruchtet. In dieser Weise würde die Anzahl der Heterozygoten im Verhältnis zu den Normalpflanzen steigen. Es lässt sich jedoch keine Beweise für eine solche Annahme bringen. Vor Allem sind aber die Heterozygoten hier nicht nur dreimal, sondern vier- bis fünfmal so zahlreich wie die Normalpflanzen, und aus diesem Grund versagt dieser Erklärungsmodus, jedenfalls für sich allein, vollkommen.

Eine zweite Erklärungsmöglichkeit wäre Elimination von *A*-Eizellen von der Befruchtung. Diese Annahme ist aber schon aus dem Grunde ausgeschlossen, dass die Ähren der Heterozygoten keinen mehr lückenhaften Körnerbesatz zeigen als andere Ähren. Eine Zählung der vier äusseren Körnerreihen der Ähren wurde bei Nr 1920—587 (vgl. Tab. 7) vorgenommen und ergab bei den Normalpflanzen in insgesamt 3495 Blüten 327 oder 9,4 % Lücken, bei den Heterozygoten in insgesamt 6089 Blüten 590 oder 9,7 % Lücken. Eine Differenz mit Hinsicht auf die Befruchtung von *A*- und *a*-Eizellen ist somit vollkommen ausgeschlossen. Ausserdem wäre es vollkommen unverständlich, weshalb die Gameten der mehr vitalen Normalform aus physiologischen Gründen eliminiert werden sollten.

Die letztgenannte Schwierigkeit tritt auch bei den Versuchen hervor, das Ausbleiben der Normalpollenzellen bei SAUNDERS' (1911) *Matthiola*-Reihen durch selective, physiologische Elimination zu erklären. Meine früher (1917, S. 326—327) ausgesprochene Vermutung, dass die auffallende Ähnlichkeit zwischen der Elimination von *a*-Pollenzellen beim Weizen und der Elimination von Normalpollenzellen bei *Matthiola* vielleicht nur äusserlich, scheinbar wäre, hat sich durch die späteren, hier beschriebenen Versuche in hohem Masse befestigt (vgl. Kap. IV).

### B. REIHEN, WO DIE NORMALPFLANZEN DIE HETEROZYGOTEN AN ZAHL ÜBERTREFFEN. SPELTOIDENREIHEN VOM C-TYPUS.

Etwa gleichzeitig mit den jetzt erörterten Speltoidenreihen wurden aber andere gefunden, die im Gegenteil ein fast regelmässiges, abnor-



mes Übergewicht von Normalpflanzen zeigten. Diese habe ich Reihen vom C-Typus genannt. Durch Elimination von  $\alpha$ -Pollenzellen können die Normalpflanzen höchstens so zahlreich werden wie die Heterozygoten; in diesen Reihen sind aber die Normalpflanzen den Heterozygoten an Zahl so überlegen, dass dabei eine besondere Ursache wirksam sein muss. Zwei von diesen Reihen sind schon veröffentlicht (1920, Tab. 2, S. 290 und Tab. 3, S. 293) mit insgesamt bezw. 821

TAB. 10.

*Speltoidenreihe 6 aus Panzerweizen.*

Mutterpflanze	Jahr und Nummer	Nachkommenschaft				
		Normaltypus	Unbegrannter Speltoidheterozygot	Begrannter Speltoidheterozygot	Unbegrannter Speltoid	Begrannter Speltoid
Originalspeltoidheterozygot (unbegrannt).....	1916—702	6	4	—	—	—
Unbegrannter Speltoidheterozygot aus 1916—702	1917—392	38	38	—	—	—
„ „ „ „ „ „	„ 393	23	14	—	—	—
„ „ „ 1917—393	1918—137	90	81	—	—	—
„ „ „ „ „	„ 138	36	67	—	—	—
„ „ „ „ „	„ 139	61	61	—	—	3
„ „ „ „ „	„ 140	62	36	—	—	—
„ „ „ „ „	„ 141	61	45	—	—	2
„ „ „ „ „	„ 142	48	42	—	—	1
„ „ „ „ „	„ 143	39	42	—	—	1
„ „ „ „ „	„ 144	27	25	—	—	1
Summe	—	491	456	—	—	8
Normaltypus aus 1916—702 .....	1917—391	23	—	—	—	—

und 412 Normalpflanzen gegen nur 518 und 326 Heterozygoten. In diesen Reihen ist somit das eigentümliche Verhältnis vorhanden, dass eine heterozygotische Pflanze in ihrer Nachkommenschaft überwiegend einen ganz anderen Typus erzeugt.

Ausser den genannten beiden Reihen sind vorläufig noch drei andere Reihen mit Übergewicht von Normalpflanzen konstatiert und untersucht worden (vgl. Tab. 10—12).

Das Übergewicht von Normalpflanzen ist nicht in allen Reihen gleich stark ausgesprochen, stärker bei den beiden zuerst (1920, Tab.

TAB. 11.

*Speltoidenreihe 2 aus Panzer × Fylgia.*

Mutterpflanze	Jahr und Nummer	Nachkommenschaft				
		Normaltypus	Unbegannter Speltoidheterozygot	Begannter Speltoidheterozygot	Unbegannter Speltoid	Begannter Speltoid
Originalspeltoidheterozygot (unbegannt).....	1916—710	13	12	—	—	—
Unbegannter Speltoidheterozygot aus 1916—710	1918—162	45	21	—	—	1
» » » 1918—162	1920—812	106	108	1	1	1
» » » » »	» 813	91	80	—	—	1
» » » » »	» 814	75	69	—	—	1
» » » » »	» 815	57	55	—	—	—
» » » » »	» 816	64	60	—	—	1
» » » » »	» 817	42	54	—	—	1
» » » » »	» 818	39	53	1	—	—
» » » » »	» 819	42	54	—	—	—
» » » » »	» 820	46	42	—	1	—
» » » » »	» 821	34	18	—	—	—
Summe	—	654	626	2	2	6
Normaltypus aus 1918—162 .....	1920—822	135	—	—	—	—

TAB. 12.

*Speltoidenreihe 3 aus Panzer × Fylgia.*

Mutterpflanze	Jahr und Nummer	Nachkommenschaft				
		Normaltypus	Unbegannter Speltoidheterozygot	Begannter Speltoidheterozygot	Unbegannter Speltoid	Begannter Speltoid
Originalspeltoidheterozygot (unbegannt).....	1916—708	8	3	—	—	—
Unbegannter Speltoidheterozygot aus 1916—708	1918—158	36	27	—	—	—
» » » » »	» 159	19	18	—	—	—
Summe	—	63	48	—	—	—
Normaltypus aus 1919—708 .....	1918—157	91	—	—	—	—

2—3) veröffentlichten Reihen als bei den in Tab. 10 und 11 dargestellten.

Zuerst dachte ich hier selbstverständlich an eine Elimination von  $\alpha$ -Eizellen. Wenn die vom  $\alpha$ -Faktor hervorgerufene Schwächung der Vitalität sich auf die männlichen  $\alpha$ -Gameten erstreckte, wäre es gut denkbar, dass auch die weiblichen  $\alpha$ -Gameten, wenn auch in geringerem Grade, beeinflusst würden, so dass sie zum Teil nicht zur Befruchtung kämen. In dem Falle müsste aber unbedingt der Körnerbesatz der Heterozygotenähren abnorm lückenhaft sein, was nicht der Fall ist. Die nähere Untersuchung hat nämlich auch hier ebenso wie bei den B-Reihen (vgl. S. 40) gezeigt, dass die Heterozygoten etwa die gleiche Zahl leerer Blüten wie die Normalpflanzen entwickeln. Bei Nr 1920—555 (einer C-Reihe gehörig; vgl. meine Abhandlung 1920, Tab. 2, S. 290) ergaben die Normalpflanzen in insgesamt 10212 Blüten  $644 = 6,3\%$  Lücken, die Heterozygoten in insgesamt 1797 Blüten  $144 = 7,1\%$  Lücken. Physiologische Elimination von weniger vitalen  $\alpha$ -Eizellen, nachdem A- und  $\alpha$ -Eizellen zuerst in gleicher Zahl gebildet wurden, ist somit als Erklärungsweise auch für die C-Reihen ganz ungenügend. Ausserdem wäre mit dieser Annahme das Umschlagen der C-Reihen in B-Reihen vollkommen unverständlich (vgl. Kap. III, D).

#### C. DAS ENTSTEHEN DER SPELTOIDENREIHEN VON B- UND C-TYPUS.

Obwohl zu Beleuchtung dieser speziellen Frage vorläufig kein sehr grosses Material vorliegt, kann jedoch mit Sicherheit gesagt werden, dass die B- und C-Reihen in gleicher Weise primär entstehen. Bei jedem der drei Reihentypen gibt es Beispiele von Originalheterozygoten, die schon in der ersten Nachkommenschaft einer Normalpflanze gefunden wurden. Hierher gehören der Originalheterozygot vom A-Typus aus 0728  $\times$  Stand-up (vgl. unten S. 67), die Originalheterozygoten der Reihe 1 aus Panzer  $\times$  Vilhelmina (Tab. 9) und der Reihe 2 aus Sommerperlweizen (Tab. 13) vom B-Typus und die Originalheterozygoten der Reihen 1 (1920, Tab. 3, S. 293) und 2—3 (Tab. 11—12) vom C-Typus aus Panzer  $\times$  Fylgia. Durch die ursprüngliche Mutation kann also eine A-, B- oder C-Reihe entstehen. Später kann aber aus einer C-Reihe der B-Typus hervorgehen (vgl. Kap. III, D).

Vorläufig habe ich vom B- und C-Typus etwa gleich viele Reihen gefunden (vom B-Typus 5 Reihen, vom C-Typus 5 Reihen). Die von mir konstatierten Reihen vom A-Typus sind auch bis jetzt 5.



#### D. UMSCHLAGEN DES C-TYPUS IN DEN B-TYPUS UND SEINE ERKLÄRUNG DURCH PARTIELLE HETEROGAMIE.

Besonders auffällig ist nun, dass in den Reihen vom C-Typus das Übergewicht der Normalpflanzen nicht bei allen Nachkommenschaften beibehalten wird. Bei einigen Nachkommenschaften schlägt das Verhältnis um, so dass zu viele Heterozygoten gebildet werden. Bei der Speltoidenreihe 2 aus Panzerweizen (1920, Tab. 2, S. 290) ist dies bei 4 von den 33 Nachkommenschaften sehr deutlich der Fall, nämlich 1920—562, 570, 572 und 581. Zusammen ergeben diese vier Nachkommenschaften 24 Normalpflanzen, 102 Heterozygoten, wobei also wieder, wie bei den in Tab. 3—9 beschriebenen Reihen, etwa viermal so viele Heterozygoten wie Normalpflanzen entstehen! Übergänge zwischen den beiden Kategorien von Nachkommenschaften, d. h. zwischen denjenigen mit Übergewicht von Normalpflanzen und denjenigen mit grossem Übergewicht von Heterozygoten, gibt es in dieser Reihe offenbar nicht. Entweder gehört die Nachkommenschaft der einen oder der anderen Kategorie.

Die Reihen in Tab. 10—12 sind vorläufig nur in verhältnismässig geringer Ausdehnung untersucht worden. Ob Umschlagen dabei vorkommt, kann nicht ganz sicher gesagt werden. Wahrscheinlich ist aber die Nachkommenschaft 1918—138 in Tab. 10 umschlagend.

Das Umschlagen ergab in Verbindung mit Resultaten reziproker Kreuzungen (vgl. Kap. III, E) den ersten Schlüssel zum Verständnis der wirklichen Ursache der eigentümlichen Zahlenverhältnisse. Es fällt sofort ein, dass es vielleicht von Bedeutung sein kann, ob  $A$  bzw.  $a$  von einer Eizelle oder von einer Pollenzelle in den Heterozygoten eingeführt wurde, m. a. W. ob der Heterozygot  $Aa$  oder  $aA$  ist. Ein  $Aa$ -Heterozygot sollte, weil  $A$  von einer Eizelle,  $a$  von einer Pollenzelle eingeführt wurde, Übergewicht von  $A$ -Eizellen über  $a$ -Eizellen, aber andererseits Übergewicht von  $a$ -Pollenzellen über  $A$ -Pollenzellen nach Schema I, S. 26 ergeben. Ein  $aA$ -Heterozygot, wo  $a$  aus einer Eizelle,  $A$  aus einer Pollenzelle stammt, sollte umgekehrt nach Schema II S. 26 bei den Eizellen Übergewicht von  $a$ , bei den Pollenzellen Übergewicht von  $A$  ergeben. In dieser Weise würde eine partielle Heterogamie zustandekommen. Beide Heterozygoten,  $Aa$  und  $aA$  müssten aber nach Schema I und II genau dasselbe Resultat ergeben, d. h. abnormes Übergewicht von Heterozygoten — wenn nur nicht Elimination von  $a$ -Pollenzellen bei dem  $Aa$ -Heterozygoten gleichzeitig mit im Spiele wäre! Durch diese Elimination von  $a$ -Pollen wird der Redupli-

kation des  $a$ -Pollens entgegengewirkt oder sie wird aufgehoben. Sobald die Elimination stärker wirkt als die Reduplikation, muss ein Defizit von Heterozygoten zu Gunsten der Normalpflanzen entstehen (vgl. Schema V).

Die Mehrzahl der neuen Heterozygoten werden wieder  $Aa$  sein und dieselbe Spaltung mit Übergewicht von Normalpflanzen ergeben.

Schema V. Heterozygot  $Aa$ . C-Reihe.

♀	$A$	$A$	$A$	$A$	$a$
♂					
$A$	$AA$	$AA$	$AA$	$AA$	$aA$
$(a)$	$(Aa)$	$(Aa)$	$(Aa)$	$(Aa)$	$(aa)$

Ziemlich oft (weil  $a$  auch zum geringeren Teil von den Eizellen eingeführt wird) müssen aber auch die Heterozygoten  $aA$  entstehen. Diese ergeben eben die oben erwähnten umschlagenden Nachkommenschaften, mit abnormem Übergewicht von Heterozygoten nach Schema VI.

Schema VI. Heterozygot  $aA$ . B-Reihe.

♀	$A$	$a$	$a$	$a$	$a$
♂					
$A$	$AA$	$aA$	$aA$	$aA$	$aa$
$A$	$AA$	$aA$	$aA$	$aA$	$aa$
$A$	$AA$	$aA$	$aA$	$aA$	$aa$
$A$	$AA$	$aA$	$aA$	$aA$	$aa$
$(a)$	$(Aa)$	$(aa)$	$(aa)$	$(aa)$	$(aa)$

In der Nachkommenschaft eines  $aA$ -Heterozygoten, mit abnormem Übergewicht von Heterozygoten, sollte dann aber auch umgekehrt der umschlagende Heterozygot  $Aa$ , mit Übergewicht von Normalpflanzen in seiner Nachkommenschaft, angetroffen werden. Gewiss, aber äusserst selten, infolge der Elimination von  $a$ -Pollenzellen auch bei den  $aA$ -Heterozygoten (vgl. Schema VI).

Unter den bisher untersuchten, hierher gehörigen insgesamt 203 Nachkommenschaften in Tab. 4—9 ist das Umschlagen tatsächlich auch nur einmal (Nr 1917—384 in Tab. 8) konstatiert worden.

Bei der Reihe 2 aus Sommerperlweizen (Tab. 13), die auch eine schöne B-Reihe darstellt, ist unter insgesamt 57 Nachkommenschaften *eine*, wohl sicher umschlagende Nachkommenschaft (1920—514) vorhanden.

So weit stimmt also Alles wundervoll mit der aufgestellten Hypothese der partiellen Heterogamie.

Die Originalheterozygoten, aus denen die Speltoidenreihen der Tabelle 3 mit abnormem Übergewicht von Heterozygoten stammen, sind nach dieser Theorie als  $aA$  zu bezeichnen, d. h.  $a$  wurde von einer Eizelle eingeführt. Man muss m. a. W. voraussetzen, dass die Mutation dann eine Eizelle (oder vielleicht den weiblichen Chromosom einer diploiden Zelle?) betreffe. Umgekehrt würde ein Originalhetero-

Schema VII.  
Heterozygot  $aA$ .

	♀	1A	1a
♂			
10A		10AA	10aA
1a		1Aa	1aa

Schema VIII.  
Heterozygot  $Aa$ .

	♀	1A	1a
♂			
1A		1AA	1aA
10a		10Aa	10aa

zygot  $Aa$  aus einer Mutation in einer männlichen Keimzelle (wenig wahrscheinlich infolge der Elimination solcher Keimzellen von der Befruchtung) oder im männlichen Teil einer diploiden Zelle hergehen.

Es sei hier schliesslich nur wiederholt, dass die eventuelle partielle Heterogamie *für sich allein* ohne Verbindung mit Elimination von  $a$ -Pollenzellen von der Befruchtung die erhaltenen Zahlenverhältnisse nicht erklären kann. Vor Allem kann das Übergewicht von Normalpflanzen durch partielle Heterogamie ohne gleichzeitige Elimination von  $a$ -Pollenzellen nicht zustandekommen. Gewiss könnte man statt an eine physiologische Elimination von  $a$ -Pollenzellen an eine einseitige Reduplikation nur auf der männlichen Seite denken, d. h. an eine Reduplikation von  $A$ -Pollenzellen beim Heterozygoten  $aA$  ohne entsprechende Reduplikation von  $a$ -Eizellen (Schema VII), wie man im umgekehrten Sinne wohl für SAUNDERS' (1911) *Matthiola*-Fall single-double voraussetzen darf (vgl. Kap. IV).



Das könnte zwar Reihen von A-Typus ergeben, aber keine C-Reihen. Das Übergewicht von Normalpflanzen wäre in dieser Weise nicht erklärlich. Ausserdem stellt sich die Frage auf, weshalb man dann nicht umgekehrt den Heterozygoten  $Aa$  bekommt, mit einseitiger Reduplikation von  $a$ -Pollenzellen und damit folgender abnorm hoher Zahl von Begrannspeltoiden  $aa$  (Schema VIII). Auch die Annahme einer nur *stärkeren* Heterogamie bei den Pollenzellen im Vergleich mit den Eizellen scheitert an denselben Schwierigkeiten. Die Annahme einer einseitigen oder im männlichen Geschlecht stärkeren Heterogamie, mit ausschliesslicher oder stärkerer Reduplikation von Pollenzellen hat somit, wenigstens für die hier beschriebenen Fälle, keine Berechtigung, womit natürlich nicht geleugnet werden soll, dass eine derartige einseitige oder ungleiche Heterogamie auch bei den Weizenspeltoiden vorkommen kann. Für die sehr merkwürdigen Zahlenverhältnisse nach Kreuzung unbegannter Speltoid  $\times$  begannter Speltoid (vgl. meine Abhandlung 1920, Tab. 1, S. 284), wo der Begrannspeltoid teilweise tatsächlich in gar zu grosser Menge auftritt, kann ich vorläufig keine Erklärung geben; die fortgesetzten Versuche mit diesem Material werden aber hoffentlich zeigen können, ob hier einseitige Heterogamie mit im Spiele ist.

Ohne die Annahme physiologischer Elimination von  $a$ -Pollenzellen kommt man somit bei den hier und früher beschriebenen Spaltungszahlen nicht heraus. Ebenso wenig wie blosse physiologische Elimination kann blosse Heterogamie eine hinreichende Erklärung geben. Beide Erscheinungen sind erforderlich, um die gewonnenen Zahlenverhältnisse verständlich zu machen.

Zuletzt mag nicht unerwähnt bleiben, dass das Übergewicht der Normalpflanzen in den C-Reihen natürlich dadurch in einfacher Weise zustande kommen könnte, dass gleichsinnige Reduplikation von sowohl weiblichen wie männlichen A-Gameten stattfindet. Eine solche Annahme wäre zwar einfach, entbehrt aber sonst jeder realen Grundlage, lässt das Vorkommen umschlagender Heterozygoten unerklärt usw. Ich kann es deshalb nicht berechtigt finden, eine solche mehr rein willkürliche Annahme aufzustellen (vgl. auch unten S. 62).

#### E. VORLÄUFIGE ERGEBNISSE REZIPROKER KREUZUNGEN.

Die Theorie der partiellen Heterogamie ist aber natürlich vor Allem durch reziproke Kreuzungen zu verifizieren. Solche sind auch von mir ausgeführt worden und zwar in grossem Massstabe, sind aber

nicht besonders gut gelungen und haben deshalb vorläufig nur geringe Individuenzahl ergeben. Die wenigen bisher vorliegenden Resultate bestätigen aber vollkommen die Theorie. Entscheidend war vor Allem, wie ein Heterozygot  $aA$  (mit abnormem Übergewicht von Heterozygoten in der Nachkommenschaft) sich nach Bestäubung mit  $a$ -Pollen von dem  $aa$ -Typus (dem Begrannntspeltoiden) verhalten würde. Diese Bestäubung wurde zuerst bei der Nachkommenschaft 17—389 der Speltoidenreihe 5 aus Panzerweizen (vgl. Tab. 8) ausgeführt (aber mit dem Begrannntspeltoiden der Reihe 1 aus Panzerweizen: vgl. unten S. 64) und ergab 20 Körner, von denen 14 keimten aber nur 9 überlebende, entwickelte Pflanzen ergaben. Von diesen waren 7 Begrannntspeltoiden, 2 Heterozygoten, was in vollkommener Übereinstimmung damit steht, dass der Heterozygot  $aA$  eine Mehrzahl von  $a$ -Eizellen nach Schema II erzeugt hatte. Die reziproke Kreuzung  $aa \times aA$  ergab 16 Körner, die sämtlich keimten und 9 überlebende vollentwickelte Pflanzen erzeugten, die nach der Erwartung (weil  $a$ -Pollen teils in Minderzahl gebildet, teils von der Befruchtung eliminiert wird) sämtlich Heterozygoten waren. Diese 9 Heterozygoten wurden weiter ausgesät (vgl. S. 64).

So weit Resultate reziproker Kreuzungen bis jetzt vorliegen, stehen sie also in guter Übereinstimmung mit der Theorie der partiellen Heterogamie. Viel ausgedehntere Versuche in dieser Richtung sind aber notwendig und jetzt auch im Gange und werden hoffentlich bald neue Resultate zur weiteren Aufklärung der Frage bringen können.

#### F. ENTSTEHEN EINER B-SPELTOIDENREIHE DURCH EINFÜHRUNG DES SPELTOIDMERKMALS MIT EINER EIZELLE.

Wie oben S. 44 und 45 bemerkt wurde, sollte nach der Theorie der Heterogamie eine B-Speltoidenreihe, mit Übergewicht von  $a$ -Eizellen, dann entstehen, wenn bei dem Heterozygoten  $a$  von einer Eizelle,  $A$  von einer Pollenzelle eingeführt wurde (vgl. Schema VI, S. 45; Heterozygot  $aA$ ). Durch absichtliche Kreuzungen zwischen dem betreffenden Begrannntspeltoiden  $aa$  als Mutter und dem Normaltypus  $AA$  als Vater wird also eine B-Reihe hergestellt werden können (vgl. Kap. III, H). Diese Kreuzungen sind noch nicht so weit geführt, dass Ergebnisse vorliegen; ein glücklicher Zufall hat aber gefügt, dass die Theorie auf andere Weise schon jetzt bestätigt werden kann.

Im Jahre 1916 machte ich für das Studium multipler Allelomorphe Kreuzungen zwischen zwei aus dem grannenlosen Sommer-

perlweizen durch Mutation entstandenen Typen, dem begrannten und dem halbbegrannten Sommerperlweizen. Die beiden Mutationen sind ebenso konstant und vollkommen gleichförmig wie die Mutterrasse und weichen von dieser nur durch die Begrannung ab. Von Speltoidmerkmalen ist gar nichts zu sehen. Der halbbegrannte Typus dominiert (oder prävaliert) über den begrannten, und  $F_2$  ergibt die einfache Spaltung 3 halbbegrannt : 1 begrannt (vgl. meine Abhandlung 1920, S. 280—281).

Ob wir die Begrannung als einen wirklichen multiplen Allelomorphen darstellen oder nicht, ist hier gleichgültig. Ich halte es für wahrscheinlicher (vgl. meine Abhandlung 1920, S. 299), dass die Begrannung von unabhängigen, obwohl gekoppelten Genen verursacht wird, und wähle deshalb die Symbole in Übereinstimmung damit. Für die eigentlichen Speltoidmerkmale behalte ich den Buchstaben  $A$  ( $A$  = Normaltypus,  $a$  = Speltoid).  $B_1B_2$  wird unbegrannt,  $B_1b_2$  halbbegrannt und  $b_1b_2$  begrannt. Kreuzung Normaltypus begrannt ♀  $\times$  Normaltypus halbbegrannt ♂ wird also  $Ab_1b_2 \times AB_1b_2$  oder  $Ab_1 \times AB_1$  ( $b_2$  kann als beiderseits vorkommend ausgeschlossen werden).

Der glückliche Zufall bestand nun darin, dass in der  $F_1$  dieser Kreuzung 1917 unter 16 Pflanzen ein Speltoidheterozygot (halbbegrannt wie die übrigen  $F_1$ -Pflanzen) durch Mutation entstand. Die vom Vater eingeführte Halbbegrannung der  $F_1$  zeigt, dass die Kreuzung überall gelungen war. Infolge der Minderwertigkeit des Speltoidpollens (vgl. Kap. II) ist es nun im vornherein äusserst unwahrscheinlich, dass der Speltoidcharakter  $a$  mit dem Pollen eingeführt, oder m. a. W. dass die Mutation beim halbbegrannten Vater entstanden sei. Schon deshalb muss man voraussetzen, dass die Mutation bei der Mutter, der begrannten Form, entstand. Die Richtigkeit dieser Annahme lässt sich aber in anderer Weise sicher zeigen, und zwar durch die Spaltung des halbbegrannten Speltoidheterozygoten in  $F_2$ .

Wenn die Speltoidmutation bei der Mutter  $Ab_1$  entstand (ob ursprünglich in einer diploiden Zelle oder in einer Eizelle ist hier gleichgültig), muss die mutierte Eizelle  $ab_1$  sein. Die Kreuzung wird also  $ab_1 \times AB_1$ , und hieraus muss ein halbbegrannter Speltoidheterozygot  $\frac{ab_1}{AB_1}$  entstehen. Da nun, wie ich früher (1920) gezeigt habe, die Speltoidmerkmale und Begrannung gekoppelt sind, muss der Speltoidheterozygot in  $F_2$  die folgenden Typen ausspalten: halbbegrannten Normaltypus  $\frac{AB_1}{AB_1}$ , halbbegrannten Speltoidheterozygoten  $\frac{ab_1}{AB_1}$ , bzw.



$\frac{AB_1}{ab_1}$  und begrannnten Speltoiden  $\frac{ab_1}{ab_1}$  (vielleicht selten vorkommend infolge Elimination und ev. Heterogamie). Das stimmt auch vollkommen mit den erhaltenen Tatsachen (vgl. Tab. 13). Wäre dagegen beim Vater  $AB_1$  die Mutation ( $aB_1$ ) entstanden, könnte die Kreuzung  $Ab_1 \times aB_1$  zwar auch einen halbbegrannnten Speltoidheterozygoten als  $F_1$  aber in  $F_2$  unter keinen Umständen die erhaltene Spaltung ergeben, sondern statt dessen die Spaltung  $\frac{Ab_1}{Ab_1} =$  begrannte Normalform,  $\frac{Ab_1}{aB_1}$ , bzw.  $\frac{aB_1}{Ab_1} =$  halbbegrannnten Speltoidheterozygoten,  $\frac{aB_1}{aB_1} =$  halbbegrannnten Speltoiden, oder wenn ev. freie Kombination vorkäme, sämtliche mögliche Kombinationen von Begrannung und Speltoidmerkmalen, was gar nicht eintrifft.

Die in  $F_2$  (und auch weiter in  $F_3$  und  $F_4$ ) tatsächlich erhaltene Spaltung (vgl. Tab. 13) zeigt also mit Sicherheit, dass die Mutation  $a$  von der begrannnten Mutter, d. h. mit einer Eizelle in die Kreuzung eingeführt wurde. Der Speltoidheterozygot ist also ein  $aA$ -Heterozygot und muss bei Heterogamie eine B-Reihe mit Übergewicht von Heterozygoten ergeben, was auch von Anfang an tatsächlich eingetroffen ist (vgl. Tab. 13). Ein ganz zwingender Beweis liegt natürlich noch nicht vor, denn es könnte ja ein Zufall sein, dass der  $aA$ -Heterozygot gerade in diesem Falle eine B-Reihe ergab. Die erhaltenen Tatsachen stehen aber mit der Theorie in der schönsten Übereinstimmung.

Der begrannte Speltoid ist in dieser Reihe offenbar äusserst selten und ist im Materiale noch nicht erschienen. Obwohl die Originalmutterpflanze ebenso wie die übrigen  $F_1$ -Pflanzen ein Heterozygot halbbegrannt—begrannt war und somit begrannt ausspalten sollte, hat die Speltoidmutation bewirkt, dass begrannt nicht mehr oder nur äusserst selten ausspaltet. Interessant ist, dass hier ein Beispiel der in meiner Abhandlung 1920 (S. 300) gedachten successiven Mutation vorliegt: erst war die begrannte Mutation gebildet, dann entstand aus dieser die Speltoidmutation. Interessant ist auch, dass durch diese successive Mutation die starke Koppelung zwischen Begrannung und Speltoidmerkmalen nicht gestört wird. Die Koppelung ist anscheinend dieselbe wie bei simultaner Komplexmutation in Begrannung und Speltoidmerkmalen. Die Neukombination begrannnter Speltoidheterozygot (vgl. meine Abhandlung 1920, S. 288) entstand in dieser Reihe dreimal auf insgesamt 3730 Pflanzen.

TAB. 13.

*Speltoidenreihe 2 (vom B-Typus) aus Sommerperlweizen.*

Mutterpflanze	Nachkommenschaft					
	Jahr und Nummer	Halbbegrannter Normaltypus	Subcompactum	Halbbegrannter Speltoidheterozygot	Begrannter Speltoidheterozygot	Unbegrannter Speltoid Begrannter Speltoid
Originalspeltoidheterozygot aus $F_1$ der Kreuzung normal begrannt $\times$ normal halbbegrannt .....	1918—196	13	—	33	—	—
Halbbegrannter Speltoidheterozygot aus 1918—196	1919—254	7	—	44	—	—
» » » » »	» 255	11	—	46	—	—
» » » » »	» 256	13	—	57	1	—
» » » » »	» 257	8	—	56	—	—
» » » » »	» 258	5	—	23	—	—
» » » » »	» 259	5	—	26	—	—
» » » » »	» 260	6	—	36	—	—
» » » » »	» 261	6	—	34	—	—
» » » » »	» 262	2	—	34	—	—
» » » » »	» 263	6	—	27	—	—
» » » » »	» 264	6	—	33	—	—
» » » » »	» 265	5	—	23	—	—
» » » » »	» 266	5	—	19	—	—
» » » » »	» 267	7	—	16	—	—
» » » » »	» 268	4	—	12	—	—
» » » » »	» 269	3	—	7	—	—
» » » » »	» 270	3	—	21	—	—
» » » » »	» 271	1	—	12	—	—
» » » » »	» 272	1	—	10	—	—
» » » » »	» 273	2	—	15	—	—
» » » » »	» 274	2	—	3	—	—
» » » » »	» 275	2	—	12	—	—
» » » » »	» 276	2	—	9	—	—
» » » » »	» 277	5	—	12	—	—
» » » » »	» 278	3	—	13	—	—
» » » » »	» 279	2	—	13	—	—
» » » » »	» 280	1	—	7	—	—
» » » » »	» 281	2	—	10	—	—
» » » » »	» 282	3	—	15	—	—
Summe Trpt	—	141	—	678	1	—

Mutterpflanze	Nachkommenschaft						
	Jahr und Nummer	Halbbegrannter Normaltypus	Subcompactum	Halbbegrannter Speltoidheterozygot	Begrannter Speltoidheterozygot	Unbegrannter Speltoid	Begrannter Speltoid
Trpt.	—	141	—	678	1	—	—
Halbbegrannter Speltoidheterozygot aus 1919—256	1920—501	43	1	169	—	—	—
» » » » »	» 505	47	1	137	—	—	—
» » » » »	» 506	47	1	149	—	—	—
» » » » »	» 507	35	2	121	1	—	—
» » » » »	» 508	22	1	130	—	—	—
» » » » »	» 509	24	—	130	—	—	—
» » » » »	» 510	24	—	97	—	—	—
» » » » »	» 511	22	—	96	—	—	—
» » » » »	» 512	37	2	100	—	—	—
» » » » »	» 513	38	2	95	—	—	—
» » » » »	» 514	63	—	60	—	—	—
» » » » »	» 515	30	—	80	—	—	—
» » » » »	» 516	20	—	114	—	—	—
» » » » »	» 517	23	—	86	—	—	—
» » » » »	» 518	20	1	75	1	—	—
» » » » »	» 519	15	1	63	—	—	—
» » » » »	» 520	28	—	57	—	—	—
» » » » »	» 521	14	—	82	—	—	—
» » » » »	» 522	8	2	56	—	—	—
» » » » »	» 523	17	—	67	—	—	—
» » » » »	» 524	19	—	63	—	—	—
» » » » »	» 525	14	1	60	—	—	—
» » » » »	» 526	14	1	56	—	—	—
» » » » »	» 527	20	—	72	—	—	—
» » » » »	» 528	16	—	47	—	—	—
» » » » »	» 529	9	—	44	—	—	—
» » » » »	» 530	5	—	35	—	—	—
Summe	—	815	16	3019	3	—	—
Halbbegrannter Normaltypus aus 1918—196 .....	1919—251	33	—	—	—	—	—
» » » » » .....	» 252	42	—	—	—	—	—
» » » » » .....	» 253	31	—	—	—	—	—

## G. DAS SYSTEM DER MUTMASSLICHEN PARTIELLEN HETEROGAMIE.

Die Zahlen in Tabelle 3 deuten entschieden auf eine ganz bestimmte gesetzmässige Reduplikation der betreffenden Gameten, jeden-



falls was die derselben Originalmutation angehörigen Reihen 3a—3d betrifft. Auch die Reihe 4 aus Panzerweizen schliesst sich diese Reihen an. In sämtlichen diesen Reihen sind nämlich die Heterozygoten etwa viermal so zahlreich wie die Normalpflanzen. Die Differenz vom Verhältnis 1 : 4 ist meistens unbedeutend und in keinem Falle zweimal so gross wie der mittlere Fehler. Zweifellos dürfte somit hier das Verhältnis 1 Normaltypus : 4 Heterozygoten oder jedenfalls ein diesem sehr nahes Verhältnis vorhanden sein. Dies Verhältnis setzt voraus, dass bei der Reduplikation viermal so viele *a*-Eizellen wie *A*-Eizellen gebildet werden und umgekehrt viermal so viele *A*-Pollenzellen wie *a*-Pollenzellen. Infolge ihrer Elimination kommen aber die *a*-Pollenzellen fast gar nicht in Betracht; der Heterozygot *Aa* wird infolgedessen, wie oben gesagt, fast gar nicht gebildet (vgl. Schema VI, S. 45), und das wirkliche Verhältnis Normalpflanzen : Heterozygoten wird nicht 4 : 17 sondern am nächsten 4 : 16 = 1 : 4.

Bei der Reihe 5 aus Panzerweizen wird das Verhältnis durch die wahrscheinlich umschlagende Nachkommenschaft 17—384 (vgl. Tab. 8), mit 24 Normalpflanzen : 19 Heterozygoten, gestört. Wenn diese Individuen abgerechnet werden, entsteht das Verhältnis 21 : 66, das auch, wenn der mittlere Fehler in Betracht gezogen wird, dem Verhältnis 1 : 4 gehören kann (gefundenes Verhältnis 1,217 : 3,793; Differenz 0,207  $\pm$  0,214).

Auch bei der B-Reihe 2 aus Sommerperlweizen (Tab. 13) ist offenbar das Verhältnis 1 Normaltypus : 4 Heterozygoten vorhanden. Wenn die Zahlen der umschlagenden Nachkommenschaft 1920—514 (63 : 60) abgerechnet werden, entsteht das Verhältnis 752 : 2959 = 1,013 : 4,087 (Differenz 0,013  $\pm$  0,0422), also sehr gute Übereinstimmung.

Nur die Speltoidenreihe 1 aus Panzer  $\times$  Vilhelmina (Tab. 9) verhält sich bestimmt abweichend. Das Verhältnis 1 : 4 kann hier nicht mehr vorhanden sein, wohl aber das Verhältnis 1 : 5; das tatsächlich gefundene ist 1,028 : 4,972, Differenz 0,028, mittlere Fehler 0,0530, also gute Übereinstimmung.

Die partielle Heterogamie scheint also verschieden stark sein zu können. Die stärkste von mir bisher gefundene zeigt das Verhältnis 1 : 5. Es wäre von grossem Interesse, wenn Fälle noch stärkerer Heterogamie entdeckt werden könnten, denn diese würden dann den Übergang zur anscheinend totalen Heterogamie (wie bei *Oenothera*) vermitteln.

In den Speltoidenreihen des C-Typus (mit abnormem Übergewicht von Normalpflanzen) sollen die Normalpflanzen *AA* viermal zahl-

reicher als die umschlagenden Heterozygoten  $aA$  sein. Das tatsächlich gefundene Verhältnis war aber 65 Normalpflanzen : 4  $aA$ -Heterozygoten (vgl. die Abhandl. 1920, Tab. 2, S. 290), was mit dem theoretisch vorausgesetzten 4 : 1 gar nicht stimmt. Ob hier eine zufällige Abweichung vorliegt (kaum möglich, denn beim gefundenen Verhältnis  $65 : 4 = 4,710 : 0,290$  ist die Differenz 0,710 etwa dreimal so gross wie der mittlere Fehler 0,218), oder ob beim Heterozygoten  $Aa$  die Heterogamie stärker ist als beim Heterozygoten  $aA$ , mag vorläufig unentschieden bleiben.

Bei der Speltoidenreihe 1 aus Panzer  $\times$  Fylgia (vgl. meine Abhandlung 1920, Tab. 3, S. 293) ist unter 10 Nachkommenschaften der Heterozygoten aus 1918—160 keine umschlagende Nachkommenschaft vorhanden. Ebenso wenig ist dies der Fall bei der Speltoidenreihe 2 aus Panzer  $\times$  Fylgia (vgl. Tab. 11, S. 42), wo aus 1918—162 10 Nachkommenschaften angebaut wurden. Dagegen dürfte die Nachkommenschaft 1918—138 in der Reihe 6 aus Panzerweizen (Tab. 10) unter 8 Nachkommenschaften eine umschlagende darstellen.

Nach alledem sind die umschlagenden Nachkommenschaften überall weniger zahlreich, als sie nach dem System 4  $A$  : 1  $a$  (in den Eizellen) sein sollten.

Diese Tatsachen stehen vorläufig der aufgestellten Hypothese der partiellen Heterogamie gewiss entgegen. Die Zukunft mag aber zeigen, ob sie jedoch nicht auf Grund dieser Theorie erklärt werden können. Vor Allem wird es dabei wichtig sein, durch besondere Versuche zu eruieren, ob die Heterogamie beim Heterozygoten  $Aa$ , wo die mutative Veränderung mit dem männlichen Geschlecht eingeführt wird, stärker ist als beim Heterozygoten  $aA$ .

Was schliesslich die Anzahl der Begrann tspeltoiden der verschiedenen hier veröffentlichten Speltoidenreihen betrifft, so lassen sich hieraus keine näheren Schlüsse mit Hinsicht auf die Heterogamie ziehen. Allerdings muss die Heterogamie an sich die relative Zahl der Begrann tspeltoiden ( $aa$ ) im Vergleich mit den Heterozygoten ( $Aa$  und  $aA$ ) herabdrücken. Eine Tatsache ist ja auch, dass bei sämtlichen heterogamen Reihen von B- und C-Typus die Begrann tspeltoiden noch viel seltener sind als bei den meisten nicht-heterogamen Reihen vom A-Typus (die Reihe aus dem Sommerweizen 0801 ist in Wirklichkeit heterogam; vgl. Kap. VII). Die Heterogamie kann aber offenbar die grössere Seltenheit der Begrann tspeltoiden in den B- und C-Reihen nicht allein erklären. Ebenso wie die mutative Veränderung in den B- und C-Reihen grösser und die wirkliche Ursache der Heterogamie sein

dürfte (vgl. Kap. VI), ebenso dürfte damit auch eine grössere Schwächung der *a*-Pollenzellen und damit folgende stärkere Elimination derselben von der Befruchtung verbunden sein (vgl. oben S. 28). Dazu kommt in diesen Reihen noch die meistens geringe Vitalität der sich zur Pflanze entwickelnden Zygoten. Alle drei Ursachen bewirken zusammen die grosse Seltenheit der Begrannspeltoiden in diesen Reihen. Wahrscheinlich können alle drei Faktoren in den verschiedenen B- und C-Reihen sich verschieden stark geltend machen, und aus den Zahlen der Begrannspeltoiden lassen sich daher keine Schlüsse mit Hinsicht auf das System der Heterogamie ziehen.

Dagegen bestätigt die grosse Seltenheit der Begrannspeltoiden dieser Reihen, ausser den oben S. 46 erwähnten Tatsachen, noch mehr, dass neben Heterogamie physiologische Elimination von Gameten und Zygoten wirksam sein muss.

#### H. DIE RICHTUNG FORTGESETZTER UNTERSUCHUNGEN.

Trotz der guten Übereinstimmung der meisten bisher erhaltenen Resultate (mit Ausnahme des S. 54 Angeführten) mit der Theorie der partiellen Heterogamie, will ich jedoch dieser vorläufig keinen höheren Wert beilegen als den einer Arbeitshypothese bei folgenden Versuchen. Vor Allem sind natürlich weit ausgedehntere Ergebnisse reziproker Kreuzungen erforderlich. Ich halte es aber für vollkommen berechtigt, auf Grund vorliegender Versuchsergebnisse jetzt eine solche Arbeitshypothese aufzustellen. Die wichtigste Aufgabe der allernächsten Jahre wird nun sein, die Heterogamie durch reziproke Kreuzungen zwischen dem Normaltypus (*AA*) und seinem Mutanten, dem Begrannspeltoiden (*aa*) näher zu verifizieren. Der Begrannspeltoid muss dabei früher aus einer sicher heterogamen Reihe (vom B- oder C-Typus, nicht vom A-Typus; vgl. unten S. 64) hervorgegangen sein. Wenn dann, ebenso wie bei SAUNDERS' white-cream-Allelomorph (vgl. Kap. IV), die Verbindung Normaltypus ♀ × Begrannspeltoid ♂ (*Aa*), wo *A* mit einer Eizelle, *a* mit einer Pollenzelle eingeführt wurde, eine C-Speltoidenreihe (mit Reduplikation von *A* in den Eizellen, *a* in Pollenzellen) ergibt, die umgekehrte Verbindung Begrannspeltoid ♀ × Normaltypus ♂ (*aA*), wo *a* mit der Eizelle, *A* mit dem Pollen hereinkam, dagegen eine B-Speltoidenreihe (mit Reduplikation von *a* in den Eizellen, *A* in den Pollenzellen), so wird die Beweiskette ziemlich vollständig sein.



#### IV. VERGLEICH MIT VORHER GEFUNDENEN FÄLLEN VON HETEROGAMIE MENDELNDER ERBFAKTOREN.

Das Vorkommen partieller Heterogamie bei den Speltoidmutationen des Weizens gewinnt dadurch sehr an Wahrscheinlichkeit, dass entsprechende Fälle von Heterogamie mendelnder Erbfaktoren bei anderen Pflanzen schon früher konstatiert wurden. Zuerst hat E. SAUNDERS (1911) bei *Matthiola* gezeigt, dass der Erbfaktor für »white plastids» ( $W$ ), der über »cream plastids» ( $w$ ) dominiert, sich so verhält. Nach Kreuzung  $\frac{XYW}{xyW}$  (double throwing single white)  $\times$   $\frac{XYw}{xyw}$  (double throwing single cream, wo das Pollen wie gewöhnlich nur  $xyw$  ist) ergab die Verbindung  $XYW \times xyw$  als  $F_1$   $\left(\frac{XYW}{xyw}\right)$  double throwing single white, als  $F_2$  die Elterntypen single white  $\left(\frac{XYW}{xyw}\right)$  und double cream  $\left(\frac{xyw}{xyw}\right)$  woraus zu schliessen ist, dass bei  $F_1$  Eizellen von  $XYW$  und  $xyw$ , Pollenzellen aber nur von  $xyw$  gebildet werden. Bei der mit Hinsicht auf den  $W$ -Faktor reziproken Kreuzung  $\frac{XYw}{xyw}$  (double throwing single cream)  $\times$   $\frac{XYW}{xyW}$  (double throwing single white [konstant in white], wo das Pollen wieder nur  $xyW$  ist) ergab die Verbindung  $XYw \times xyW$  als  $F_1$   $\left(\frac{XYw}{xyW}\right)$  wieder double throwing single white, als  $F_2$  aber nur single white  $\left(\frac{XYw}{xyW}\right)$  und double white  $\left(\frac{xyW}{xyW}\right)$ , und es lässt sich daraus mit grösster Wahrscheinlichkeit schliessen, dass das Pollen der  $F_1$  in diesem Falle nur  $xyW$  ist. Hieraus geht zum ersten Mal die fundamentale Tatsache hervor, dass die verschiedene Verteilung der beiden Allelomorphe  $W$ ,  $w$  eines mendelnden Erbfaktor auf die Eizellen und Pollenzellen, d. h. die Heterogamie, darauf beruhen kann, ob  $W$ , bzw.  $w$  mit einer Eizelle oder einer Pollenzelle eingeführt wurde. Die Heterogamie ist aber hier einseitig, indem sie nur die männlichen Gameten betrifft. Eizellen werden in beiden Fällen in normaler Weise gebildet,  $W$  und  $w$ , gleichgültig ob diese mit einer Eizelle oder einer Pollenzelle eingeführt wurden. In bezug auf die Pollenzellen werden dagegen, wenn  $W$  von einer Pollenzelle,  $w$  von einer Eizelle eingeführt wurde, nur  $W$ -Pollenzellen gebildet; umgekehrt wenn  $W$  von einer Eizelle,  $w$  von einer Pollenzelle hereinkommt, entstehen nur  $w$ -Pollenzellen. — Ob das Merkmalspaar single ( $XY$ )—double ( $xy$ ) sich in gleicher Weise verhält, ist, so weit ich aus den Veröffentlichungen SAUNDERS' (1911, 1916 a) sehen kann, noch nicht direkt erwiesen, aber jedenfalls ziemlich wahrscheinlich.

Tatsache ist ja, dass die double-thrower single-Pflanzen Eizellen beiderlei Art (single  $XY$  und double  $xy$ ), Pollenzellen nur double ( $xy$ ) erzeugen, aber es ist hier unbekannt, ob  $xy$  ursprünglich von einer Pollenzelle eingeführt wurde. Als alternative Hypothese kommt die Annahme physiologischer Elimination der  $XY$ -Pollenzellen von der Befruchtung nach FROST (1915) und GOLDSCHMIDT (1920, S. 315—318) in Betracht. Im Vergleich mit der Pollenelimination beim Weizen besteht aber hier die Schwierigkeit, dass die physiologische Elimination die dominierende Eigenschaft (single), nicht die mutative Veränderung (double) gelten sollte (vgl. oben S. 40). Diesem Einwand könnte jedoch dadurch begegnet werden, dass es offenbar eben nicht dasselbe »single« ist, das bei den eversporting-single-Rassen und bei der Normalform, den gewöhnlichen konstanten single-Rassen, vorhanden ist. Alle, die sich mit dieser Frage beschäftigt haben, sind in diesem Punkt einig. Durch Kreuzung double ( $xy$ )  $\times$  normal single ( $\widehat{XY}$  nach SAUNDERS) wird ja auch die Abnormität der männlichen Gametenbildung entfernt; es werden jetzt in normal mendelscher Weise Pollenzellen beiderlei Art, sowohl single ( $\widehat{XY}$ ) als double ( $xy$ ) gebildet. Als Differenz zwischen den beiden Arten von single nimmt SAUNDERS zwar nur an, dass bei normal-single die Faktoren  $X$  und  $Y$  gekoppelt wären ( $\widehat{XY}$ ), bei eversporting-single dagegen nicht ( $XY$ ). Es scheint aber sehr naheliegend und mir wenigstens fast unabweisbar, dass die beiden single, obwohl äusserlich ähnlich, in Wirklichkeit erbfaktoriel, genotypisch verschieden seien, was auch FROST (1915) annimmt, und es wäre dann immerhin denkbar, wenn das so zu sagen abnorme single der eversporting-Rassen etwas physiologisch schwächeres als das Merkmal double wäre. Es fehlen aber wie SAUNDERS (1916 a) gezeigt hat, wirklich haltbare Gründe für diese Annahme physiologischer Elimination. Wahrscheinlicher scheint mir unbedingt die ursprüngliche Annahme SAUNDERS von Heterogamie ebenso wie bei dem white-cream Merkmal. Wie SAUNDERS (1911) gezeigt hat, verhält sich das Merkmal white-cream nur dann heterogam, wenn das abnorme single der eversporting-Rasse ( $XY$  nach SAUNDERS) gleichzeitig mit im Spiele ist. Wenn die Kreuzung mit normal single ( $\widehat{XY}$  nach SAUNDERS) gemacht wird, verhält sich der white-cream-Allelomorph ( $W-w$ ) sowohl in Eizellen wie Pollenzellen ganz normal, indem  $W$ - und  $w$ -Gameten in gleicher Zahl gebildet werden. Ganz analog verhält sich aber der single-double-Allelomorph; nur wenn single das abnorme single ( $XY$  nach SAUNDERS) darstellt, wird single von den Pollenzellen ausgeschlossen, das normale single ( $\widehat{XY}$  nach SAUNDERS) wird dagegen eben-

sowie double in normaler Weise in den Pollenzellen repräsentiert. Da beide Unregelmässigkeiten der Gametenbildung somit ganz unzweifelhaft dieselbe Ursache haben (nämlich das abnorme single der ever-sporting-Rassen), so lässt sich auch mit grosser Wahrscheinlichkeit schliessen, dass sie prinzipiell gleicher Art sind, d. h. von Heterogamie hervorgerufen werden; m. a. W. weil Heterogamie ganz unzweifelhaft beim Allelomorph white-cream vorkommt, ist sie wahrscheinlich auch beim Allelomorph single-double vorhanden. Dazu kommt noch, dass die beiden Allelomorphe white-cream und single-double mit einander partielle Koppelung zeigen, was unter der Voraussetzung, dass Heterogamie auf Koppelung beruht (vgl. Kap. V), die Wahrscheinlichkeit noch mehr erhöht, dass Heterogamie bei beiden Allelomorphen vorhanden ist, obwohl sie in beiden Fällen einseitig ist, d. h. nur das männliche Geschlecht betrifft. Der entscheidende direkte Beweis dafür, dass Heterogamie bei single-double ebenso wie bei white-cream vorkommt, liesse sich bringen, wenn das abnorme single ( $XY$  nach SAUNDERS) mit einer Pollenzelle eingeführt werden könnte und dann in  $F_1$  nur  $XY$ -Pollenzellen (statt sonst nur  $xy$ -Pollenzellen) entstünden. Die Möglichkeit, diese Verbindung (d. h.  $xy \text{ ♀} \times XY \text{ ♂}$ ) auszuführen, besteht vielleicht, unter der Voraussetzung nämlich, dass der von SAUNDERS hergestellte Bastard  $XY \times \bar{X}\bar{Y}$  (aus Kreuzung ever-sporting single  $\times$  normal single) Pollenzellen sowohl von  $XY$  als  $\bar{X}\bar{Y}$  bildet, was wohl jedoch nicht mit Sicherheit vorausgesagt werden kann. So weit ich sehen kann, ist die Verbindung  $xy \text{ ♀} \times XY \text{ ♂}$  noch nicht von SAUNDERS hergestellt oder beschrieben worden und vielleicht lässt sie sich auch nicht in der genannten Weise herstellen.

So weit die Erfahrung bis jetzt gelehrt hat, ist die einseitige Heterogamie bei *Matthiola* total. Es ist jedoch, wie SAUNDERS in bezug auf den *W-w*-Allelomorphen bemerkt, nicht ausgeschlossen, dass bei noch grösserem Versuchsmateriale neben z. B. überwiegenden *W*-Pollenzellen auch vereinzelte *w*-Pollenzellen entstehen könnten, so dass die Heterogamie in Wirklichkeit nur partiell (obwohl sehr stark) wäre.

Da die ziemlich ähnlichen Fälle bei *Petunia* noch nicht aufgeklärt sind, werde ich darauf nicht eingehen. SAUNDERS (1916 a, 1916 b) gibt hier zu, dass selective Elimination nach FROST (1915) eine gewisse, aber wahrscheinlich nicht die einzige Rolle spielen mag. BATESON und SUTTON (1919) halten die Annahme von Heterogamie (sex-linkage) für *Petunia* ebenso wie für *Matthiola* fest.

Das erste Beispiel partieller Heterogamie dürfte PELLEW (1917)



bei *Campanula carpatica* geleistet haben, wo das Merkmalspaar blue-white bei der in den Versuchen benutzten Pflanze von »var. *pelviformis*» in der Weise verteilt wird, dass die allermeisten Pollenzellen white, nur 3 % blue tragen. In den Eizellen ist die Verteilung normal. Die Heterogamie in blue-white ist also ebensowie bei *Matthiola* einseitig. Totale Heterogamie, und zwar in beiden Geschlechtern, nimmt dagegen PELLEW an in bezug auf Geschlechtsfaktoren, indem die genannte Pflanze von »var. *pelviformis*», die selbst hermaphrodit ist, in den Eizellen nur den hermaphroditen Charakter, in den Pollenzellen nur den weiblichen Charakter tragen sollte. In dem Falle wäre also ebenso wie bei meinen Fällen die Heterogamie doppelseitig, sowohl Pollenzellen als Eizellen geltend.

White ♀ × *pelviformis* blue ♂ (heterozygot in blue) ergab als  $F_1$  nicht 50 % blue, 50 % white, sondern nur 8 (= 3,3 %) blue, 233 (= 96,7 %) white, woraus zu schliessen ist, dass bei der Vaterpflanze *pelviformis* nur 3,3 % blue-Pollen vorhanden war. In den  $F_1$ -blue-Pflanzen soll nun aber, weil blue mit dem Pollen eingeführt wurde, nach der Theorie der Heterogamie umgekehrt eine Majorität von blue-Pollenzellen herrschen. Ob dies in Wirklichkeit zutrifft, wurde von PELLEW wohl bisher nicht erwiesen, denn die Verbindung white ♀ ×  $F_1$ -blue ♂ wird nicht erwähnt.

Von besonderem Interesse ist die von BATESON und SUTTON (1919) entdeckte und neuerdings beschriebene Heterogamie bei *Begonia Davisii*, wo die Gameten der männlichen Blüten, trotzdem diese Art bei Selbstbestäubung konstant einfachblühend ist, sämtlich die Anlage für gefüllte Blumen besitzen. Würden nämlich gefülltblühende Rassen mit Pollen von *B. Davisii* bestäubt, entstanden nur gefülltblühende Pflanzen (insgesamt 405). Umgekehrt sind die Eizellen von *B. Davisii* alle »einfachblühend». Selective Elimination von Gameten, z. B. durch selective Befruchtung, kann die Sache nicht erklären, dann wären defekte Samen zu erwarten, die aber nicht vorkommen, ebenso wenig wie besondere Lücken in meinen Weizenheterozygotähen (vgl. oben S. 40 und 43). Die Heterogamie ist also hier doppelseitig und anscheinend vollständig.

Sowohl bei meinen Versuchen wie bei denjenigen von SAUNDERS (*Matthiola*) und PELLEW ist nach dem oben Gesagten die Theorie der Heterogamie noch durch fortgesetzte Versuche weiter zu bestätigen: die bisher gewonnenen Resultate gehen aber in einer so bestimmten Richtung, dass kaum mehr bezweifelt werden kann, dass Heterogamie überall vorliegt. In den Versuchen von PELLEW ist die Wahrchein-

lichkeit wieder gegen die Annahme physiologischer Elimination von blue-Pollenzellen, weil blue die normale, dominante Eigenschaft darstellt (vgl. oben S. 40). Bei meinen Versuchen kommen als neuer Beleg der Heterogamie die umschlagenden Heterozygoten, die früher nicht konstatiert worden sind. Die Voraussetzung ihres Vorkommens und Konstatierens ist natürlich, dass die Heterogamie partiell und nicht zu stark ist.

Was meine Fälle von denjenigen SAUNDERS' (*Matthiola*), PELLEW's BATESON's und SUTTON's unterscheidet ist nämlich vor Allem, dass die Heterogamie sowohl in beiden Geschlechtern vorkommt, als auch in beiden Geschlechtern nur partiell und dazu verhältnismässig schwach ist.

Die Heterogamie ist also eine Erscheinung, die ausser bei *Oenothera* offenbar bei vielen anderen Pflanzen vorkommt. Eine Reihe früher unverständlicher Spaltungsverhältnisse bei *Oenothera* ist ferner durch die wichtigen Entdeckungen HERIBERT-NILSSONS über Homozygotenprohibition (1915) und Gametenelimination durch Zertation (1911, 1920 a) aufgeklärt worden. Wie HERIBERT-NILSSON (1920 c) hervorhebt, existieren zwischen den Komplikationen bei den Spaltungserscheinungen von *Oenothera* (Gametenelimination durch Zertation, Heterogamie, Koppelung usw.) und den bei anderen Pflanzen gefundenen Komplikationen keine prinzipiellen Unterschiede. Diese Auffassung scheint auch, je mehr die Vererbungsforschung fortschreitet, immer mehr befestigt zu werden. Sie wird auch durch die hier vorliegenden Untersuchungen beim Weizen in hohem Masse bestätigt. Auch hier können zweifellos auf einmal mehrere derartige Komplikationen mit im Spiele sein (Gametenelimination, Heterogamie, Koppelung zwischen gewöhnlichen Erbfaktoren, Absterben gewisser Pflanzen infolge geringerer Vitalität des Genotypus usw.), welche Komplikationen sehr abweichende und wechselnde Zahlenverhältnisse hervorrufen können. Eine prinzipiell andere Vererbungsweise als die mendelsche ist aber nicht vorhanden.

Bei *Oenothera* scheinen allerdings im Vergleich mit anderen Pflanzen die Komplikationen besonders mannigfaltig, stark ausgesprochen und allgemein verbreitet zu sein.

Was nun speziell die bei *Oenothera* von DE VRIES (1908, 1911) zuerst nachgewiesene Heterogamie betrifft, so ist einerseits klar, dass sie für die Vererbungserscheinungen der hierher gehörigen Arten eine ausserordentlich grosse Rolle spielt; andererseits ist die prinzipielle Art derselben hier noch nicht genügend aufgeklärt und auch vorläufig

verhältnismässig wenig diskutiert worden. Nach RENNER (1917, S. 285—286) ist im Anschluss an einem von DE VRIES selbst (1911) schon ausgesprochenen Gedanken die Heterogamie »ein Spezialfall der Komplexheterozygotie und von der isogamen Ausprägung verschieden durch das selektive Fehlschlagen von Keimzellen, das an die Stelle des Fehlschlagens von Homozygoten tritt.« Hier wird also die Auffassung der Heterogamie als eine Eliminationserscheinung vertreten, während in dieser Abhandlung die Heterogamie eine von selectiver Elimination prinzipiell verschiedene Erscheinung bezeichnet. HERIBERT-NILSSON (1920 b) beschreibt einen Fall von Heterogamie bei *Oenothera*, ohne auf das Zustandekommen der Heterogamie einzugehen, unterscheidet aber in seiner letzten Abhandlung (1920 c) jedenfalls die Heterogamie, als eine Erscheinung für sich, sowohl von Zygotenelimination als von Pollenzertation. BATESON (1913, S. 112—114), BATESON und SUTTON (1919, S. 202) vergleichen gewisse Fälle von einseitiger Heterogamie bei *Oenothera* (die *nanella*-Spaltung bei *velutina* und *laeta*; vgl. DE VRIES 1908) mit der von SAUNDERS konstatierten Heterogamie bei *Matthiola*, und angesichts der immer mehr wachsenden Anzahl von Fällen, wo Heterogamie in dem hier gemeinten Sinne bei anderen Pflanzen jetzt konstatiert worden ist, scheint es auch mir wahrscheinlich, dass diese Art von Heterogamie — deren prinzipielle Bedeutung vor Allem darin liegt, dass sie von der Einführung des betreffenden Merkmals in den Heterozygoten mit einem weiblichen oder männlichen Gameten abhängig ist — auch bei *Oenothera* eine Rolle spiele.

## V. PARTIELLE HETEROGAMIE ALS PARTIELLE KOPPELUNG MIT EINEM GESCHLECHTSFAKTOR.

Es entsteht dann zuletzt die Frage, was die wirkliche Ursache der partiellen Heterogamie sein kann, wenn nun eine solche wirklich vorhanden ist.

Erstens muss dabei nochmals bemerkt werden, dass die Benennung Heterogamie hier nur solchen Erscheinungen gegeben wurde, die als von den Eliminationserscheinungen (infolge selectiver Befruchtung usw.) grundsätzlich verschieden aufgefasst werden. Die Elimination von  $\alpha$ -Pollenzellen existiert bei den Speltoidmutationen tatsächlich, aber daneben die davon grundsätzlich verschiedene Heterogamie. Durch die Elimination (infolge Sterilität, selectiver Befruchtung) wird eine Veränderung der *Beschaffenheit* der Gameten und damit eine Veränderung der Anzahl der zur *Befruchtung* gelangenden Gameten



angenommen; durch die partielle Heterogamie wird dagegen eine Veränderung ihrer wirklichen relativen Anzahl vom Anfang an und zwar in umgekehrtem Sinne bei männlichem und weiblichem Geschlecht, vorausgesetzt.

Der Begriff partielle Heterogamie deckt sich somit auch nicht mit dem Begriff der allgemeinen Reduplikation von Gameten, den HERIBERT-NILSSON (1915) in bezug auf Rotnervigkeit bei *Oenothera* ursprünglich aufgestellt hat. Dabei wird nämlich an Reduplikation innerhalb eines Merkmalspaares, z. B. von *a*-Gameten auf Kosten von *A*-Gameten, in gleichem Sinne bei Eizellen und Pollenzellen gedacht, während hier eine gleichzeitige Reduplikation bei demselben Heterozygoten von entweder *A*-Eizellen und *a*-Pollenzellen oder umgekehrt von *a*-Eizellen und *A*-Pollenzellen aufgestellt wird. Bei der Diskussion der Heterogamie nimmt PELLEW (1917) auch die Annahme HERIBERT-NILSSONS (1915) von solcher allgemeiner Gametenreduplikation in Betracht und erwägt die Möglichkeit, beide Erscheinungen unter denselben Gesichtspunkt zu bringen. Durch seine späteren Versuche hat aber HERIBERT-NILSSON (1920 a) erwiesen, dass verschiedene Zuwachsgeschwindigkeit der Pollenschläuche verschiedener Genotypen oder s. g. Zertation, d. h. eine Art physiologischer Elimination männlicher Gameten von der Befruchtung, die wirkliche Ursache sehr abweichender Spaltungszahlen sein kann. Infolgedessen spricht er nunmehr (1920 a, S. 57) auch aus, dass die eigentliche *Bildung* von Gameten in bezug auf Rotnervigkeit bei *Oenothera* nicht gestört wird, sondern nur ihre *Repräsentation bei der Befruchtung*, was wohl nichts Anderes besagt, als dass er die früher aufgestellte Annahme der allgemeinen Reduplikation von den Gameten des einen Gliedes eines Merkmalspaares jetzt fallen lässt. Es gibt somit jetzt noch einen Grund, die heterogame Reduplikation von Gameten und eine allgemeine, in beiden Geschlechtern gleichsinnige Gametenreduplikation streng auseinander zu halten. Der Gedanken, die Spaltung der C-Speltoidenreihen, mit Übergewicht von Normalpflanzen, durch eine derartige gleichsinnige Gametenreduplikation von Normalgameten zu erklären, muss sich auch unter solchen Umständen noch weiter entfernen.

Zur Erklärung der partiellen Heterogamie, der heterogamen Reduplikation, kann man sich gegen die Annahme kaum wehren, dass eine partielle Koppelung mit einem Geschlechtstfaktor hier vorliege, ebenso wie eine *absolute* derartige Koppelung schon von BATESON und SETTON (1919) bei *Begonia* (vgl. Kap. IV) angenommen worden ist. Gewiss stehen einer solchen Annahme schwerwiegende Bedenken im

Wege, weil man voraussetzen muss, dass Eizellen und Pollenzellen desselben Individuums je einen Allelomorph des betreffenden Geschlechtsfaktors besitzen; es ist aber schwer zu sehen, wie man trotzdem dieser Annahme wird entgehen können, zumal bei meinen Fällen teils ein direkter positiver Beweis vorliegt, nämlich das Umschlagen von  $Aa$  zu  $aA$  mit verschiedener Nachkommenschaft, woraus deutlich hervorzugehen scheint, dass die Reduplikation z. B. von  $A$  in den Eizellen eines Heterozygoten davon abhängt, dass der betreffende Heterozygot aus der Befruchtung einer  $A$ -Eizelle von einer  $a$ -Pollenzelle (und nicht aus der umgekehrten Verbindung) hervorgegangen ist; teils die Heterogamie nur partiell und verhältnismässig schwach ist, wodurch die Anknüpfung der gesamten Heterogamie-Erscheinung an gewöhnliche Koppelungsfälle näher als früher durchgeführt wird. Auch der unzweifelhafte Zusammenhang zwischen dem Auftreten der Heterogamie und dem genotypischen Charakter der betreffenden Speltoidmutation vermehrt die Wahrscheinlichkeit dafür, dass die Heterogamie eine Koppelungserscheinung darstellt (vgl. Kap. VI, S. 66) und zwar in einer Erschwerung des Faktorenaustauschs besteht.

Weiter als zu dieser ganz allgemeinen Vermutung kann man vorläufig nicht kommen. Wie der Vorgang sich im Übrigen, mit Hinsicht auf event. vegetative Spaltung usw., abspielt, mag die Zukunft zeigen. Was aber auf dem jetzigen Standpunkt bestimmt festgehalten werden muss, ist einerseits der prinzipielle Unterschied der Heterogamieerscheinungen von den Erscheinungen der Gametenelimination infolge solcher Ursachen wie Sterilität und selectiver Befruchtung, andererseits die auffallende und bei den Vererbungsversuchen immer deutlicher hervortretende Ähnlichkeit der Heterogamie mit gewöhnlicher Koppelung.

## VI. ÜBER DIE URSACHE DES VORKOMMENS PARTIELLER HETEROGAMIE NUR BEI GEWISSEN SPELTOIDENREIHEN.

Eine Aufgabe für die künftige Forschung wird auch sein, die Ursache sicher nachzuweisen, weshalb Heterogamie, bezw. ev. Koppelung mit einem Geschlechtsfaktor, bei gewissen Speltoidenreihen vorkommt, bei anderen dagegen nicht. Gerade die ersten von mir untersuchten Speltoidenreihen (vgl. meine Abhandlung 1917 sowie oben S. 31) zeigten keine Heterogamie, d. h. gehören den A-Reihen. Weder aus den jetzt in mehreren Jahren erhaltenen Zahlenverhält-

nissen (vgl. Kap. II) noch aus den reziproken Kreuzungen (1917, S. 320) ist hier irgend eine Heterogamie, sondern nur Elimination von  $\alpha$ -Pollenzellen auszulesen. Charakteristisch für diese nicht-heterogamen Reihen, im Vergleich mit den heterogamen, in Kap. III beschriebenen, ist, dass ihre Begrantnspeltoiden verhältnismässig zahlreich und starkwachsend sind.

Sehr bemerkenswert ist nun, dass die Heterogamie einer Reihe nach Kreuzung mit dem Begrantnspeltoiden der nicht heterogamen Reihe 1 aus Panzerweizen aufgehoben wird. Wie oben S. 48 erwähnt, wurde ein heterogamer Heterozygot (mit Übergewicht von  $\alpha$ -Eizellen) der Reihe 5 aus Panzerweizen (vgl. Tab. 8) mit dem Begrantnspeltoiden der nicht-heterogamen Reihe 1 aus Panzerweizen gekreuzt und auch die reziproke Kreuzung, mit Bildung von 9 Heterozygoten ausgeführt. Diese 9 Heterozygoten erwiesen sich durch ihre Nachkommenschaften als nicht heterogam. Die betreffenden Nachkommenschaften ergaben nämlich die gewöhnliche Spaltung der Reihe 1 aus Panzerweizen (Tab. 14).

TAB. 14.

*Nachkommenschaften aus Kreuzung Begrantnspeltoid (aus einer nicht-heterogamen Reihe)  $\times$  Speltoidheterozygot (aus einer heterogamen Reihe).*

Mutterpflanze	Jahr und Nummer	Nachkommenschaft					
		Normaltypus	Unbegrantnter Speltoidheterozygot	Begrantnter Speltoidheterozygot	Unbegrantnter Speltoid	Begrantnter Speltoid	
Unbegrantnter Speltoidheterozygot, $F_1$ aus der Kreuzung Begrantnspeltoid der Reihe 1 aus Panzerweizen $\times$ Heterozygot der Reihe 5 aus Panzerweizen.....	1920—746	78	92	—	—	12	
„ „ „ „ „ „	„ 747	39	53	—	—	6	
„ „ „ „ „ „	„ 748	34	38	—	—	3	
„ „ „ „ „ „	„ 749	31	27	—	—	3	
„ „ „ „ „ „	„ 750	35	37	—	—	3	
„ „ „ „ „ „	„ 751	18	29	—	—	5	
„ „ „ „ „ „	„ 752	15	30	—	3	4	
„ „ „ „ „ „	„ 753	12	21	—	1	4	
„ „ „ „ „ „	„ 754	17	17	—	—	9	
Summe	—	279	344	—	4	49	



Die nicht-heterogame Spaltung der Speltoidenreihe 1 aus Panzerweizen ist offenbar hergestellt. Eigentlich ist dies ziemlich selbstverständlich, denn die Heterozygoten wurden ja aus Befruchtung des Begranntspeltoiden der Speltoidenreihe 1 aus Panzerweizen mit *normalen* Pollenkörnern gewonnen (welcher Speltoidenreihe die *normale* Gameten angehören, kann als gleichgültig angesehen werden), und die Heterozygoten müssen deshalb dieselbe Spaltung ergeben wie die gewöhnlichen Heterozygoten der Speltoidenreihe 1 aus Panzerweizen.

Immerhin stellt sich aus diesem Versuch eine wichtige Tatsache heraus, nämlich dass *die Heterogamie mit der genotypischen Beschaffenheit der betreffenden Speltoidmutation zusammenhängen muss*.

Ich habe schon früher erwiesen (1920), dass die verschiedenen durch Mutation entstandenen Begranntspeltoiden (auch bei derselben Sorte, z. B. Panzerweizen), obwohl äusserlich ähnlich, keineswegs als genotypisch identisch betrachtet werden dürfen. Erstens sind die verschiedenen Begranntspeltoiden an Vitalität sehr ungleich: der Speltoid in der nicht-heterogamen Reihe 1 aus Panzerweizen ist verhältnismässig lebenskräftig, derjenige der heterogamen Reihen 2 und 3 aus Panzerweizen (1920, Tab. 2 und 4) dagegen sehr schwach und kränklich. Ausserdem erzeugen die heterogamen Reihen 3 und 5 aus Panzerweizen den *subcompactum*-Typus, was auch zeigt, dass die Speltoidmutation dieser Reihen von derjenigen der Reihe 1 verschieden ist (vgl. meine Abhandlung 1920, S. 298) und wahrscheinlich grösser. Es scheint also, als ob *mit der mutativen Veränderung eines grösseren Erbfaktor-komplexes die Neigung zur Heterogamie folgen sollte*, wogegen bei einer geringeren mutativen Veränderung keine Heterogamie stattfinden sollte. Auch das Verhalten der im Kap. VII beschriebenen Speltoiden bestätigt diese Annahme. Unter der Voraussetzung, dass Koppelung mit einem Geschlechtstfaktor die richtige Erklärung ist und die mutierenden Gene demselben Chromosom wie der Geschlechtstfaktor gehören, würde das aber unbedingt bedeuten, dass beim Weizen auch innerhalb desselben Chromosoms freie Genkombination stattfinden könne. Die fortgesetzten Versuche werden vielleicht diesen wichtigen Punkt weiter aufklären können. Vorläufig will ich nur diesen Gedanken aussprechen, ohne Gewicht darauf zu legen. Anknüpfungspunkte fehlen nicht, denn bei BRIDGES' (1917) und MOHRS (1919) »Deficiency-Mutationen« (vgl. meine Abhandlung 1920, S. 302—304) wurde die Koppelung in der betreffenden mutierten Chromosomteilstrecke verstärkt, d. h. das »Crossing-over« aufgehoben. Wenn die Heterogamie als eine Koppelungserscheinung aufgefasst wird, wird es also gewisser-

massen verständlicher, weshalb gerade der genotypische Unterschied die Heterogamie hervorruft. Unbedingt spricht dieser Umstand sehr dafür, dass die Heterogamie mit Koppelung zusammenhängt (vgl. oben S. 63).

Auch bei SAUNDERS' *Matthiola*-Fällen scheint es ganz unzweifelhaft zu sein, dass die Heterogamie mit dem spezifischen genotypischen Charakter des bei den eversporting-Rassen vorhandenen »single« zusammenhängt (vgl. S. 57). Wie dies single ursprünglich entstanden ist, weiss man nicht. Die Möglichkeit scheint mir aber vorzuliegen, dass double durch eine Komplexmutation aus normal single entstanden ist, und dass daraus dann das abnorme single ausgespaltet hat, oder auch dass das abnorme single durch selbständige Mutation aus normal single hervorgegangen und später mit einem Heterozygoten normal single-double gekreuzt worden ist, woraus dann eine eversporting-Rasse hervorgehen könnte. Double allein ruft nicht, wie gewisse meiner Speltoidmutationen, die Heterogamie hervor, denn normal single  $\times$  double gibt ja die gewöhnliche mendelsche Spaltung. Ob »abnorm single« allein Heterogamie bewirkt, ist noch nicht bekannt, dürfte aber durch Kreuzung mit  $XY\bar{X}Y$ -Individuen eruiert werden können (vgl. S. 58). Sicher ist aber, dass die Verbindung »abnorm single«  $\times$  »double« Heterogamie hervorruft. Denkbar ist ja, obwohl noch nicht erkannt, dass beide genotypische Veränderungen, d. h. sowohl »abnorm single« als »double«, in diesem Fall vorhanden sein müssen, um Heterogamie hervorzurufen. In der Tat wäre dies nicht so sonderbar, denn wenn Heterogamie überhaupt durch die Beschaffenheit und Stärke der genotypischen Veränderung bewirkt wird und schon durch eine von der *einen* Elternseite eingeführten Mutation zustandekommen kann, so liegt der Gedanke sehr nahe, dass die Neigung zur Heterogamie noch grösser wird, wenn von *beiden* Eltern je eine von der Normalform verschiedene mutative Veränderung eingeführt wird. Es ist nicht ausgeschlossen, dass eine solche Annahme bei meinen Weizenfällen verifiziert werden kann: grannenloser Speltoid aus Extra Squarehead II und begrannter Speltoid aus Fylgia ergaben für sich allein (d. h. in Verbindung mit der Normalform; vgl. meine Abhandlung 1917) keine Heterogamie; bei der Kreuzungsreihe grannenlos Speltoid  $\times$  begrannt Speltoid (vgl. meine Abhandlung 1920, Tab. 1, S. 284), wo beide Mutationen ebenso wie SAUNDERS' »abnorm single«  $\times$  »double« mit im Spiele sind, ist wahrscheinlich Heterogamie vorhanden (vgl. oben S. 47).

Dass auch bei SAUNDERS' *Matthiola*-Fällen die Heterogamie zwei-

fellos mit dem genotypischen Charakter zusammenhängt, scheint mir eine weitere Stütze für die Auffassung zu sein, dass die Heterogamie eine Koppelungserscheinung darstellt.

## VII. NEUE, NICHT HETEROGAME SPELTOIDEN VOM TYPUS A. ZWEIFELHAFTE FÄLLE. SUBCOMPACTUM IN B-REIHEN.

Meine Speltoiduntersuchungen letzterer Jahre haben hauptsächlich die heterogamen Reihen mit eigentümlichen Zahlenverhältnissen umgefasst. Neue Speltoidenreihen konnten nur in geringem Massstabe aufgenommen werden; unter diesen gibt es aber doch einige, die sich ebenso wie die ersten von mir (1917) beschriebenen als wahrscheinlich nicht-heterogam erwiesen haben. Ein neuer Originalspeltoidheterozygot, in  $F_2$  der Kreuzung 0728 (braun- und lockerährige, rotkörnige Landweizenlinie)  $\times$  Stand-up (weissährig, dichtährig, weisskörnig) entstanden, ergab somit als Nachkommenschaft 47 Normalpflanzen (57 rot-, 17 weisskörnig), 133 Speltoidheterozygoten (108 rot-, 25 weisskörnig), 35 Begrannspeltoiden (26 rot-, 9 weisskörnig). Alle Abkömmlinge der  $F_2$ -Pflanze waren braunährig; dagegen fand Spaltung statt in Ährendichte und Kornfarbe. Die Spaltung von Kornfarbe verläuft unabhängig von der Speltoidspaltung, wie oben ersichtlich ist. Auch die Ährendichte spaltete in anscheinend etwa gleicher Weise bei den Normalpflanzen und den Speltoidheterozygoten; bei den an sich sehr lockerährigen Begrannspeltoiden ist dagegen keine Spaltung der Ährendichte sichtbar. Bei fortgesetzten Untersuchungen wird es eine wichtige Aufgabe sein zu ermitteln, wie die Speltoidenspaltung sich zu der Spaltung allerlei anderer Merkmale beim Weizen verhält.

Die Begrannspeltoiden sind bei dieser Reihe stark, gut entwickelt, und auch ihre relative Anzahl ist wie bei der A-Reihe 1 aus Fylgiaweizen (vgl. Tab. 2) verhältnismässig hoch. M. a. W. die Abweichung vom Verhältnis 1 : 2 : 1 ist hier am geringsten und dürfte wohl wie gewöhnlich auf Pollen-Elimination (relativ schwache) zurückzuführen sein. Für Heterogamie spricht nichts. Auch das Verhalten dieser Speltoidmutation spricht somit sehr dafür, dass die Heterogamie mit mehr tiefgehender Mutation zusammenhänge. Der Speltoid ist hier stark, lebenskräftig und wird in relativ grosser Zahl gebildet, woraus eine relativ schwächere mutative Veränderung zu schliessen ist. In Übereinstimmung damit ist auch keine Heterogamie hier vorhanden.



Ebensowenig scheint irgend eine Heterogamie bei folgender Speltoidmutation vorhanden zu sein, wo auch die Begranntspeltoiden verhältnismässig stark sind und in ziemlich grosser Zahl entstehen; ein Speltoidheterozygot aus Squarehead ergab die Spaltung 20 Normaltypus, 26 Heterozygoten, 4 Begranntspeltoiden.

Einige Originalheterozygoten sind noch nicht so weit fortgeführt worden, dass über ihr Verhalten etwas mit Sicherheit gesagt werden kann. Ein neuer Heterozygot aus Panzerweizen hat in 4 Nachkommenschaften die Spaltung 102 Normalpflanzen, 188 Heterozygoten, 1 Begranntspeltoid (ziemlich stark) gegeben. Ob hier eine A-Reihe vorliegt, ist zweifelhaft; die Reihe wird weiter angebaut werden. Ein zweiter neuer Heterozygot aus Panzerweizen ergab die Spaltung 25 Normalpflanzen, 18 Heterozygoten, 3 Begranntspeltoiden; diese Reihe wird auch weiter untersucht werden.

Eigentümliches Verhältnis hat jedoch die von mir zuerst (1917) beschriebene Speltoidenreihe des Sommerweizens 0801 gezeigt. Fast vollständige Elimination von  $\alpha$ -Pollenzellen, aber keine Heterogamie, wurde hier anfangs konstatiert. Nach gemeinschaftlicher Massenvermehrung von Heterozygoten in den Jahren 1917 und 1918 wurden 1919 aus dieser Vermehrung einige Heterozygoten herausgenommen und 1919 separat ausgesät (Reihe 1b; vgl. Tab. 15). Zwei von diesen, 1919—242 und 244 ergaben etwa die frühere Spaltung 1 Normaltypus : 1 Heterozygot, bei den anderen waren dagegen die Heterozygoten in auffallender Mehrzahl. Die weitere Fortführung dieser Reihe hat es ausser Zweifel gestellt, dass Heterogamie vorhanden ist (vgl. Tab. 15) und zwar wieder wahrscheinlich nach dem System 1 : 4 oder 1 : 5, insofern dies aus dem Verhalten der, vorläufig allerdings nur in ziemlich geringer Anzahl untersuchten, Nachkommenschaften vom B-Typus, d. h. mit grosser Mehrzahl von Heterozygoten (1919—241, 243, 245, 246; 1920—532—535, 580—583) beurteilt werden kann. Die Nachkommenschaften 1919—242, 244 und 1920—572—579 scheinen vom C-Typus zu sein; eine sicher umschlagende Nachkommenschaft (1920—579) ist auch hier vorhanden.

Es ist deshalb fraglich, ob nicht auch die ursprüngliche Reihe (vgl. meine Abhandlung 1917, S. 306—311) trotz des scheinbar nicht-heterogamen Verhältnisses 1 : 1 in Wirklichkeit heterogam war. Die Durchschnittszahl sämtlicher Nachkommenschaften zeigte zwar das Verhältnis 1 : 1, aber die Anzahl von Pflanzen in jeder Nachkommenschaft war nur gering, infolgedessen nicht mit Sicherheit behauptet werden kann, dass Übergewicht von Normalpflanzen, bzw. Hetero-

zygoten nicht vorhanden wäre. Auch die reziproken Kreuzungen schliessen, trotzdem aus der Kreuzung Heterozygot  $\times$  Normal etwa gleich viele Heterozygoten und Normalpflanzen erhalten wurden, die Möglichkeit nicht aus, dass partielle Heterogamie in der Reihe vor-

TAB. 15.

*Speltoidenreihe 1b aus dem Sommerweizen 0801.*

Mutterpflanze	Nachkommenschaft					
	Jahr und Nummer	Unbegannter Normaltypus	Subcompactum	Unbegannter Speltoidheterozygot	Begannter Speltoidheterozygot	Unbegannter Speltoid
Speltoidheterozygot aus Massenvermehrung von Heterozygoten aus 0801.....	1919—241	6	—	36	—	—
Speltoidheterozygot aus 1918—310 .....	» 242	20	—	25	—	—
» » » » .....	» 243	11	—	23	—	—
» » » » .....	» 244	23	—	21	—	—
» » » » .....	» 245	6	—	28	—	—
» » » » .....	» 246	12	—	23	—	—
» » 1919—241 .....	1920—532	37	4	163	—	1
» » » » .....	» 533	22	3	113	—	—
» » » » .....	» 534	16	2	109	—	—
» » » » .....	» 535	14	1	84	—	—
» » » 242 .....	» 572	86	—	75	—	—
» » » » .....	» 573	82	—	54	—	—
» » » » .....	» 574	72	—	62	—	—
» » » » .....	» 575	76	—	60	—	—
» » » 244 .....	» 576	71	—	73	—	—
» » » » .....	» 577	47	—	44	—	—
» » » » .....	» 578	44	—	50	—	—
» » » » .....	» 579	9	—	51	—	—
» » » 245 .....	» 580	15	4	68	1	—
» » » » .....	» 581	16	3	67	—	—
» » » » .....	» 582	16	—	58	1	—
» » » » .....	» 583	14	—	67	—	—

handen ist, denn diese Kreuzungen wurden im Jahre 1915 hier und da in der Reihe ausgeführt und ihre Resultate haben deshalb nur als Mittelzahlen Geltung. Es stimmt auch mit der Theorie der Heterogamie gut überein, dass gerade diese Reihe heterogam ist, denn die

mutative Veränderung muss hier, wie oben S. 29 hervorgehoben wurde (vgl. auch 1917, S. 325), als gross, sogar vielleicht grösser als bei allen anderen von mir untersuchten Fällen, angesehen werden.

Eine merkwürdige Erscheinung, über die ich vorläufig keine Erklärung geben kann, ist, dass der *subcompactum*-Typus (vgl. meine Abhandlung 1920, S. 294) nur in B-Reihen, nicht aber in C-Reihen (mit Ausnahme des umschlagenden Nr 1917—384 in Tab. 8) ausgespaltet hat. Die folgenden Versuche werden zeigen können, ob der *subcompactum*-Typus auch in der aus C-Reihen abgeleiteten B-Reihen entsteht. Die Erscheinung kann natürlich zufällig sein, obwohl dies kaum wahrscheinlich erscheint. Besonders bemerkenswert ist die Verfolgung der Speltoidenreihe des Sommerweizens 0801, wo mit Ausgangspunkt von *einem* Originalheterozygoten nunmehr beide Reihentypen (B und C) vorkommen, wo aber der *subcompactum*-Typus immer wieder nur zu den Nachkommenschaften von B-Typus begrenzt ist (vgl. Tab. 15).

### VIII. ZUSATZ.

Nach der jetzt gegebenen Darstellung sind die vom Verhältnis 1 : 2 : 1 abweichenden Zahlenverhältnisse, die in der Nachkommenschaft der Speltoidheterozygoten erhalten werden, — wie schon S. 27 vorausgeschickt wurde — in der Hauptsache von zwei verschiedenen Komplikationen verursacht, teils partieller Elimination männlicher Speltoidgameten von der Befruchtung, teils echter und zwar doppelseitiger Heterogamie, mit Reduplikation des einen Allelomorphen eines Merkmalspaares (*A* oder *a*) in den Eizellen, des anderen, entgegengesetzten Allelomorphen (*a* oder *A*) in den Pollenzellen. Die bis jetzt bei den Speltoidmutationen konstatierte Heterogamie ist stets nur partiell.

Aus der gegebenen Darstellung geht ferner hervor, dass das erste Konstatieren der Heterogamie in diesem Falle mit Hilfe der partiellen Elimination männlicher Speltoidgameten (*a*-Pollenzellen) ermöglicht wurde. Nur dank der Elimination von *a*-Pollenzellen ergibt ein *Aa*-Heterozygot in seiner Nachkommenschaft ganz andere Spaltungszahlen als ein *aA*-Heterozygot. Im ersten Falle entstehen C-Reihen, im zweiten B-Reihen. *Es ist somit die Elimination, die hier die ganze Frage der Heterogamie eigentlich aufgerollt hat*, was ich gerne besonders betonen will, weil erst damit der Ausgangspunkt für die Wege zur weiteren Bestätigung der Heterogamie und für nähere Untersuchungen über dieselbe, ihre Wechselung bei verschiedenem Materiale, ihr Zu-



standekommen und ihre Ursachen, gegeben wurde. Das Problem der Heterogamie kann, wie die Darstellung zeigt, jetzt von einer ganzen Reihe verschiedener Gesichtspunkte angegriffen werden, und die fortgesetzten Untersuchungen gehen auch in diesen Richtungen.

Auch mit der in meiner vorletzten Abhandlung (1920) behandelten Frage der Komplexmutation hängt die Frage der Heterogamie, wie besonders Kap. VI hervorhebt, nahe zusammen. Zur Unterleichtung der Darstellung, d. h. aus praktischen Gründen, bin ich in dieser Abhandlung auf die Frage der Komplexmutation nicht eingegangen, obwohl die früher nicht veröffentlichten Tab. 4—15 dieser Abhandlung natürlich auch neue Tatsachen zur weiteren Beleuchtung dieser Frage enthalten. Ich werde aber besser später dazu zurückkommen, nachdem die Nachkommenschaften einer Reihe 1920 ausgespaltener Individuen untersucht worden sind, was beim Winterweizen noch ein Paar Jahre dauern muss, weil dies Material erst in den Wintermonaten endgültig untersucht werden konnte und deshalb erst im Herbst 1921 ausgesät werden kann. Nur soll schon hier kurz bemerkt werden, dass einige Typenabweichungen, über deren richtige Gruppierung ich vorläufig im Unklaren bin, in den Tabellen nicht vorkommen. Aus dem Gesichtspunkte der Komplexmutation sind diese Tabellen also etwas unvollständig und werden später komplettiert werden. Von den in der Kolumne der Begrannspeltoiden aufgenommenen Individuen sind ferner einige vielleicht nur halbbegrannt; eventuell ist dies jedoch, wenigstens zum Teil, eine nur rein modifikative Veränderung, denn bei sehr schlechter Ausbildung der Speltoidpflanzen wird auch die Begrannung, wie es scheint, mangelhaft entwickelt. Die Untersuchung der Nachkommenschaften wird wohl aber auch hier die Entscheidung bringen können, und die Tabellen sollen deshalb auch in dieser Hinsicht später ergänzt werden. Von diesen ganz seltenen, vorläufig nicht definitiv inregistrierten Typenabweichungen werden aber, wie ohne Weiteres verständlich ist, die uns hier mit Hinsicht auf die Heterogamie interessierenden Zahlenverhältnisse nicht gestört.

## IX. SUMMARY.

1. In the progeny of speltoid-heterozygotes, originated through mutation of normal wheat, there are always great numerical aberrations from the ordinary mendelian segregation 1 normal type : 2 heterozygotes : 1 mutant. The mutant form is always present in too

small proportion. This aberration is in the first line, as already shown in my paper 1917, caused by partial elimination of male speltoid-gametes from fertilization. Some further evidence of this elimination of speltoid-pollen are here given p. 29—30. In consequence of this elimination the number of mutant individuals decreases, and the number of normal plants increases in relation to the heterozygotes (see scheme III, p. 28). Those speltoid-series, in which only this complication is met with, are named A-series. The speltoid-series described in my first publication on this subject (1917) belong mostly to this category (Chapter II). In this paper some other such speltoids are mentioned (Chapter VII).

2. In other speltoid-series, originated from other original speltoid-heterozygotes there must be another complication present. The elimination of male speltoid-gametes occurs here also, but can not alone be responsible for the aberrant numerical proportions. In some series, named B-series, (tab. 3—9 and tab. 4, p. 295 in my paper 1920) the number of normal plants compared with the heterozygotes is not increased as in the A-series but, conversely, largely decreased to  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{5}$  of the heterozygotes. This small proportion of normal plants occurs in these series everywhere and quite regularly and is not compensated for through any increase of speltoid-homozygotes, which on the contrary are still more scarce in these series than in the A-series (Chapter III, A).

3. In a third type of speltoid-series, named C-series (tab. 10—12 and tab. 2, p. 290, tab. 3, p. 293 in my paper 1920) the normal plants, curiously enough, are more numerous than the heterozygotes. Also in these series the speltoid-homozygotes are very scarce (Chapter III, B). The speltoids of B- and C-type arise independently of each other in normal wheat (Chapter III, C). Yet the C-type in some cases (see my paper 1920, tab. 2, nos. 1920—562, 570, 572, 581) is suddenly converted into the B-type (Chapter III, D).

4. This very apparent conversion in connexion with the few preliminary results of reciprocal crosses (Chapter III, E) and of a B-series (Tab. 13), where the speltoid-character was introduced in the heterozygote by an ovule (Chapter III, F) has led to the suggestion or working-hypothesis, that in the B- and C-series besides elimination of male speltoid-gametes ( $A$  = normal gametes;  $a$  = speltoid-gametes) partial heterogamy occurs, that is a differential distribution of the  $A$ - and  $a$ -allelomorph to ovules and pollen, according as  $A$  in the diploid cell is introduced by an ovule ( $Aa$ ) or by a pollencell ( $aA$ ), as already

shown by SAUNDERS (1911) in the case of white-cream plastids in *Matthiola*. In the first case (*Aa*) there is a reduplication of *A*-ovules and *a*-pollen (see scheme I, p. 26), in the second case (*aA*), conversely, a majority of *a*-ovules and *A*-pollen is formed (see scheme II, p. 26). The *aA*-heterozygotes give rise to *B*-speltoid-series, with great abundance of heterozygotes (see scheme VI, p. 45). The *Aa*-heterozygotes should also give a progeny with abundance of heterozygotes (see scheme I, p. 26), were it not for the simultaneous elimination of *a*-pollen (see scheme V, p. 45). This elimination of *a*-pollen may surpass the reduplication of *a*-pollen, and in this case there must be a majority of *A*-ovules and of fertilizing *A*-pollen, resulting in a larger number of normal plants than of heterozygotes in the *C*-series (Chapter III, D).

5. In Chapter III, A and B is also shown, why elimination of male (or female) gametes alone cannot account for the numerical aberrations in the *B*- and *C*-series. In Chapter III, D it is conversely shown, why heterogamy alone without elimination does not suffice for elucidating the facts, and why heterogamy in these cases must be suggested to exist in both sexes and not in the male sex only (as in the case of SAUNDERS' *Matthiola*). The supposition of common reduplication of *A*- or *a*-gametes in the same sense by ovules and pollen in a heterozygote is rejected.

6. The system of heterogamous reduplication found in the *aA*-heterozygotes seems to be 1 : 4 or in one speltoid-series (tab. 9) 1 : 5. The system in the *Aa*-heterozygotes does not seem to be the same, but further investigations on this point are necessary (Chapter III, G).

7. In Chapter IV the suggested heterogamy in wheat-speltoids is discussed in connexion with previously found cases of heterogamy in *Matthiola* (SAUNDERS), *Campanula* (PELLEW), *Begonia* (BATESON and SUTTON) and *Oenothera* (DE VRIES, RENNER, HERIBERT-NILSSON). In *Matthiola* the author holds the same view as SAUNDERS, that with regard both to the allelomorph white-blue plastids and the allelomorph single-double the differential distribution to ovules and pollen is due to heterogamy and not to physiological elimination of male gametes. The heterogamy found in wheat is characterized as partial and of an unusually low degree existing (at least mostly) in both sexes. The simultaneous existence in wheat of several gametic (and zygotic) complications (heterogamy, elimination of gametes etc.), which give rise to very aberrant types of segregation is in accordance with the suggestion of HERIBERT-NILSSON (1915, 1920 c) that the peculiar genetic behavior of *Oenothera* finally is caused by complications of mostly



the same essential kind as those found in an ever increasing degree in many other plants.

8. Chapter V discusses the possibility of regarding partial heterogamy as a case of partial sex-linkage and reasons are given for the identifying of partial heterogamy with partial linkage in wheat, caused by increased difficulty for the exchange of genetic factors, that is, obstacles to free recombination of factors.

9. The absence of heterogamy in some speltoid-series and the presence of it in others is probably due to the specific genetic character of the speltoid-mutation. The greater the complex-mutation (see my paper 1920), that is, the greater the alteration of the genetic constitution, the greater the tendency to heterogamy. A crossing speltoid (belonging to a non-heterogamous series)  $\times$  heterozygote (in a heterogamous series) gives new heterozygotes, whose progeny is not heterogamous. Through the mutation an alteration in the cell-structure may be inferred, which renders the mendelian exchange of factors more difficult. The heterogamy is thus caused by the genetic character of the mutant, in the same manner as in *Matthiola* the heterogamy obviously is due to the genetic character of that specific »single» (as opposed to the normal single), that is present in the eversporting-strain (Chapter VI).

10. In Chapter VII a somewhat dubious series in summer-wheat is accounted for which at first (1917) was described as non-heterogamous but later has been shown to be heterogamous. As a curious fact, which cannot yet be explained, it is mentioned, that the *subcompactum*-type (see my paper 1920, p. 294) so far has almost only been formed by the segregation in B-series (not in C- or A-series).

11. The researches continue in a large measure. For further elucidating of the question of heterogamy it is especially proposed to make reciprocal crosses between the normal type (*AA*) and its speltoid-mutant (*aa*), with the intention of introducing *a* in a greater measure from the male or from the female side and thus intentionally creating *Aa* (C-series) and *aA* (B-series). In this manner the hypothesis of heterogamy may be definitively verified (Chapter III, II).

#### ZITIERTE LITERATUR.

1. BATESON, W. 1913. Problems of genetics. Newhaven, London, Oxford.
2. BATESON, W. und SUTTON, IDA. 1919. Double flowers and sex-linkage in *Begonia*. Journal of Genetics, Bd. 8, S. 199—207.

3. BRIDGES, C. B. 1917. Deficiency. *Genetics*, Bd. 2, S. 445—465.
4. CORRENS, C. 1902. Scheinbare Ausnahmen von der MENDELSchen Spaltungsregel für Bastarde. *Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch.* Bd. 20, S. 159—172.
5. — 1917. Ein Fall experimenteller Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. *Sitzungsber. d. Königl. Preuss. Akad. d. Wissensch.*, Bd. 51, S. 685—717.
6. FROST, H. B. 1915. The inheritance of doubleness in *Matthiola* and *Petunia*. *The American Naturalist*, Bd. 49, S. 623—636.
7. GOLDSCHMIDT, R. 1920. Einführung in die Vererbungswissenschaft, 3. Aufl. Leipzig.
8. HERBERT-NILSSON, N. 1911. Pollenslangarnes tillväxt hos *Oenothera Lamarckiana* och *gigas*. *Botaniska Notiser*, S. 19—28.
9. — 1915. Die Spaltungserscheinungen der *Oenothera Lamarckiana*. *Lunds Universitets Årsskrift*, N. F., Afd. 2, Bd. 12. 131 S.
10. — 1920 a. Zuwachsgeschwindigkeit der Pollenschläuche und gestörte Mendelzahlen bei *Oenothera Lamarckiana*. *Hereditas*, Bd. I, S. 41—67.
11. — 1920 b. Ein Übergang aus dem isogamen in den heterogamen Zustand in einer Sippe der *Oenothera Lamarckiana*. *Ibidem*, S. 213—220.
12. — 1920 c. Kritische Betrachtungen und faktorielle Erklärung der *laeta-velutina*-Spaltung bei *Oenothera*. *Ibidem*, S. 312—342.
13. MOHR, O. L. 1919. Character changes caused by mutation of an entire region of a chromosome in *Drosophila*. *Genetics*, Bd. 4, S. 275—282.
14. NILSSON-EHLE, H. 1917. Untersuchungen über Speltoïdmutationen beim Weizen. (I). *Botaniska Notiser*, S. 305—329.
15. — 1920. Multiple Allelomorphe und Komplexmutationen beim Weizen. (Untersuchungen über Speltoïdmutationen beim Weizen II). *Hereditas*, Bd. I, S. 277—311.
16. PELLEW, C. 1917. Types of segregation. *Journal of Genetics*, Bd. 6, S. 317—339.
17. RENNER, O. 1917. Versuche über die gametische Konstitution der *Oenotheren*. *Zeitschr. f. indukt. Abst.- und Vererbungslehre*, Bd. 18, S. 121—294.
18. SAUNDERS, E. R. 1911. Further experiments on the inheritance of »doubleness» and other characters in stocks. *Journal of Genetics*, Bd. 1, S. 303—376.
19. — 1916 a. On selective partial sterility as an explanation of the behavior of the double-throwing stock and the *Petunia*. *The American Naturalist*, Bd. 50, S. 486—498.
20. — 1916 b. The results of further breeding experiments with *Petunia*. *Ibidem*, S. 548—553.
21. VRIES, H. DE. 1908. Über die Zwillingsbastarde von *Oenothera nanella*. *Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch.* Bd. 26 a, S. 667—676.
22. — 1911. Über doppeltreziproke Bastarde von *Oenothera biennis* L. und *O. muricata* L. *Biolog. Centralbl.*, Bd. 31, S. 97—104.

## INHALTSVERZEICHNIS.

I.	Einwirkung partieller Heterogamie auf die Zahlenverhältnisse eines mendelnden Merkmalspaares .....	S. 25
II.	Die Bedeutung der Elimination männlicher Gameten für das Zustandekommen abweichender Zahlenverhältnisse. Speltoidenreihen vom A-Typus .....	26
III.	Partielle Heterogamie als zweite Komplikation neben Elimination männlicher Gameten .....	32
	A. Speltoidenreihen mit abnormem Übergewicht von Heterozygoten über Normalpflanzen. Speltoidenreihen vom B-Typus .....	32
	B. Reihen, wo die Normalpflanzen die Heterozygoten an Zahl übertreffen. Speltoidenreihen vom C-Typus .....	40
	C. Das Entstehen der Speltoidenreihen von B- und C-Typus .....	43
	D. Umschlagen des C-Typus in den B-Typus und seine Erklärung durch partielle Heterogamie .....	44
	E. Vorläufige Ergebnisse reziproker Kreuzungen .....	47
	F. Entstehen einer B-Speltoidenreihe durch Einführung des Speltoidmerkmals mit einer Eizelle .....	48
	G. Das System der mutmasslichen partiellen Heterogamie.....	52
	H. Die Richtung fortgesetzter Untersuchungen .....	55
IV.	Vergleich mit vorher gefundenen Fällen von Heterogamie mendelnder Erbfaktoren .....	56
V.	Partielle Heterogamie als partielle Koppelung mit einem Geschlechtsfaktor .....	61
VI.	Über die Ursache des Vorkommens partieller Heterogamie nur bei gewissen Speltoidenreihen .....	63
VII.	Neue, nicht heterogame Speltoiden vom Typus A. Zweifelhafte Fälle. Subcompactum in B-Reihen .....	67
VIII.	Zusatz .....	70
IX.	Summary (in English) .....	71
	Zitierte Literatur .....	74



# RASSENMISCHUNG — VERMEHRTE HETEROZYGOTIE (GENCHAOS) — KONSTITUTIONSVERÄNDERUNGEN — HABITUS ASTHENICUS SIVE PARALYTICUS (ZUNAHME DER KÖRPERGRÖSSE USW.) — TUBERKULOSE

## EINE URSACHENKETTE

VON *H. LUNDBORG*

UPPSALA

---

**M**ARTIUS (1899—1909) schreibt über die Entstehung der Tuberkulose u. a.: »Ohne Erreger keine Infektionskrankheit. Aber nicht umgekehrt. Nicht jede Einwanderung, Haftung und Wucherung fakultativ pathogener Mikroorganismen führt zum Ausbruch der Krankheit. Der Vorgang der Infektion ist vom Ausbruch der Krankheit streng zu trennen. Ob die Infektion vom Ausbruch der Krankheit gefolgt ist, das hängt nicht einseitig von der Natur und Kraft des infizierten Organismus ab. Beides, die infizierende Kraft des Erregers und die Widerstandskraft des Organismus, sind keine absoluten, sondern äusserst variable Grössen, von deren Verhältnis zu einander der Endeffekt der Infektion, nämlich Erkrankung oder nicht abhängt.»

Viele Forscher stehen nunmehr auf demselben Standpunkt wie MARTIUS, unter diesen z. B. BAUER (1917), welcher in seiner Monographie Folgendes schreibt: »Es geht aus den Erwägungen STICKER's hervor, dass sich verschiedene Individuen und Familien gegenüber der Tuberkuloseinfektion durchaus verschieden verhalten. Dieser Autor verweist speziell auf Fälle, wo dieselbe Infektionsquelle auf eine dem grösseren Verkehr entzogene, eine möglichst gleichmässige Lebensweise führende Menschengruppe einwirkt, z. B. in abgeschlossenen Gemeinden von Meerinseln, Fischerdörfern oder Gebirgsorten und wo dennoch die mannigfachsten Unterschiede im Bilde und im Verlauf der tuberkulösen Erkrankung zu Tage treten. Derlei Beobachtungen nötigen zu der Annahme einer quantitativ von der durchschnittlichen Artdisposition abweichenden Rassen-, Familien-

und Individualdisposition. Damit ist selbstverständlich nicht etwa ein Problem gelöst, sondern überhaupt erst aufgeworfen. Die Fragestellung geht nunmehr dahin: worin bestehen die zur tuberkulösen Erkrankung disponierenden, konstitutionellen Anomalien?»

Diese von BAUER aufgestellte Frage habe ich neulich behandelt (LUNDBORG 1920). Bei meinen rassenbiologischen Forschungen in Schweden, wobei ich u. a. den biologischen Wirkungen von Rassenkreuzungen innerhalb des Menschengeschlechtes viel Aufmerksamkeit gewidmet habe, bin ich in Übereinstimmung mit MARTIUS, BAUER, LAACHE u. A. zu der Einsicht gelangt, dass gewisse Individuen, Familien und Geschlechter gegen tuberkulöse Ansteckung bedeutend mehr widerstandskräftig, resp. disponiert sind als andere. Ich bin des weiteren davon überzeugt worden, dass Rassenmischungen die Disposition für die Tuberkulose erhöhen und andauernde Inzucht (Konsanguinität) dieselbe vermindern. Direkte Beobachtungen und zahlreiche Belege in der Fachliteratur haben mich veranlasst, diese Sache auf diese Weise aufzufassen. Dies geht hervor aus dem Resumé am Schlusse meines vorhergenannten Aufsatzes, wo ich das Problem so formuliert habe: »Ansteckung ist eine unumgängliche Bedingung für echt tuberkulöse Krankheiten jeder Art. Die Erfahrung lehrt doch, dass die Menschen auf ganz verschiedene Weise angegriffen werden. Es gibt teils *phaenotypische* Ursachen: verschiedener Grad von Ansteckung, resp. verschiedene Arten von Immunität, welche beim Individuum selbst oder schon bei den Vorfahren entstanden sind, teils *genotypische*, welche auf verschiedene Genkombinationen beruhen. Im letzteren Falle sind Inzucht und Rassenmischung entgegengesetzte Pole von grosser Bedeutung in den verschiedenen Fällen. Diese Faktoren greifen ineinander über und bringen eine mehr oder weniger hochgradige Disposition für die Krankheit, resp. Resistenz gegen dieselbe zustande.» —

Verschiedene der heutigen Autoren haben nachgewiesen, dass ein Unterschied zwischen tuberkulösen Patienten von Mittelgrösse und anderen Individuen derselben sozialen Schicht herrscht. Die Tuberkulösen sind nämlich im Wuchse länger.

LIVI (1896—1905) hat in seiner umfassenden Militärstatistik in Italien die Frage betreffend eines eventuellen Zusammenhanges zwischen einer ganzen Reihe mehr gewöhnlicher Krankheiten einerseits und Körperlänge und Brustweite andererseits behandelt.

Die Tuberkulösen zeigen in dieser Richtung deutliche Abweichungen auf und dies mehr als andere Kranke.

Die Mittellänge bei den italienischen Soldaten betrug zur Zeit der Untersuchungen 164,7 cm. Die Tuberkulösen zeigten eine Mittelgrösse von 165,6 cm. Die Differenz betrug demnach nahezu ein Zentimeter (=0,9 cm). Die Brustweite dagegen war bei ihnen geringer (0,8 cm) als bei der grossen Masse. Die Differenzen waren in der Regel die grössten in den Teilen von Italien, die eine mehr gemischte Bevölkerung aufzuweisen haben.

Untenstehende Kurven aus einem Aufsatz von ISRAEL HOLMGREN (1909) zeigen dies noch deutlicher.

HOLMGREN und andere Forscher sind geneigt, dieses Phänomen so zu deuten, dass Tuberkulose, ja auch andere Infektionskrankheiten, die Fähigkeit haben sollen, die Körperlänge zu vergrössern. Eine Hyperthyreose in jungen Jahren, welche sehr oft beobachtet werden kann, soll das Bindeglied ausmachen. Wir wissen durch HOLMGREN, dass das endokrine System, insbesondere die Schilddrüse, auf den Längenwuchs eine regulierende Einwirkung ausübt. HOLMGREN hat ferner gezeigt, dass Personen mit Hyperthyreose und Basedow-Patienten oft lang sind, selbst wenn bei ihnen Tuberkulose nicht konstatiert werden kann. Es gilt nun festzustellen,

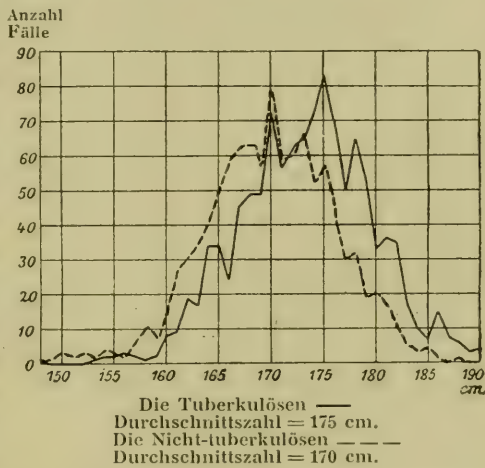


Fig. 1. Die Körpergrösse von 1000 tuberkulösen und 1000 nicht-tuberkulösen Männern in Schweden, im Alter von 18 bis 50 Jahren.

ob seine wichtigen Beobachtungen, das heisst die eventuelle Bedeutung der Tuberkulose für eine Vergrösserung des Längenzuwachses richtig ist, oder die einzige Erklärung hierzu, oder *ob es eine tieferliegende Ursache geben kann, welche sowohl die Längenzunahme als auch die Tuberkulose erklären kann.*

Als ich verschiedentliche schwedische Geschlechter nach Familien im Einzelnen durchforscht habe, beobachtete ich oft, dass Kreuzungen zwischen ganz verschiedenen Rassen Konstitutionsveränderungen hervorrufen. Die Harmonie im endokrinen Systeme (ebenso wie im Nervensystem) wird gestört, was sich in verschiedener Weise bemerkbar macht, u. a. z. B. in einer Hypo- oder Hyperfunktion der einen oder anderen Drüse oder in pluriglandulären Veränderungen.



R. STERN spricht sogar von einer »polyglandulären Formel« für verschiedene Konstitutionen.

HART (1917) hat seine Auffassung über die ausschlaggebende Bedeutung des endokrinen Systemes für die Konstitution klar formuliert. Er schreibt: »Aus der Vorstellung, dass das endokrine System in weitestem Masse die wichtigsten Lebensvorgänge beherrscht und von bestimmendem Einfluss auf die individuelle Konstitution ist, ergibt sich von selbst, dass Minderwertigkeit und Entartung des Individuums grössenteils von der primären Beschaffenheit der endokrinen Organe abhängen. — — — Aber ich glaube, dass darüber bereits hinreichende Klarheit besteht, dass viele Merkmale einer pathologischen Konstitution Ausdruck einer Disharmonie im endokrinen System sind.«

Bereits im Jahre 1908 habe ich ähnliche Ansichten vorgebracht (LUNDBORG 1908). Eine Menge Autoren, wie BIEDL, FALTA, HAECKER (1918) u. A. stehen jetzt auf demselben Standpunkt.

Infolge Störungen (Disharmonie) im endokrinen System entstehen auch Verschiebungen in der Längenzunahme. Ein grosser Teil solcher kleinwachsener oder »verwachsener« Personen fallen der Tuberkulose leichter anheim — besonders die letzteren — als mehr reinrassige Individuen, die in der Regel eine besser angepasste Konstitution haben. Es ist eine in vielen Ländern gemachte Beobachtung, dass hochgewachsene Menschen für die Tuberkulose in höherem Grade disponiert sind als solche von Mittelgrösse innerhalb desselben Volkes. Verschiedene Forscher, wie WOLFF, WEICKER, STRANDGAARD (1908), KRAUSE (1910) haben gezeigt, dass mit zunehmender Körperlänge in Sanatorien die Gefahr für Lungenblutungen vermehrt wird.

Die preussische Militärstatistik weist nach, dass während des deutsch-französischen Krieges 1870 die Tuberkulose-Mortalität (in % sämtlicher Todesfälle) meist unter den Garderegimentern, Truppenverbände, welche hochgewachsenere Soldaten als die übrigen aufzuweisen hatten, stieg. Siehe die Tabelle 1. Allein der Train, der meist aus kleingewachsenen und besonders schwachgebauten Individuen besteht, zeigte ungefähr gleiche Ziffern. Die Tabelle spricht für sich selbst.

STILLER (1907) hat in seiner Monographie »Die asthenische Konstitutionskrankheit« nachgewiesen, dass es einen endogen entstandenen Habitus asthenicus gibt, der sicherlich mit dem Habitus phthisicus sive paralyticus anderer Ärzte identisch ist. Diesen schildert BAUER in Kürze folgendermassen: »Diese Menschen sind hochgewachsen, hager, haben meist eine schmale, lange Nase, einen ausgesprochenen

TABELLE 1.

*Tuberkulosemortalität in % der Anzahl Gestorbener innerhalb verschiedener deutscher Truppenverbände 1870—71.*

Jahr	Garde- Infanterie	Garde- Kavallerie	Linien- Infanterie	Jäger- Bat.	Artillerie	Train
1870 .....	1,10	3,67	1,39	1,43	3,49	2,71
1871 .....	15,41	19,67	9,24	6,25	14,14	17,92
Zunahme:	14,31	16,00	7,85	4,82	10,65	15,21

langen Hals, einen langen, schmalen und flachen Brustkorb mit enger oberer Brustapparat, vorspringendem zweiten Rippenring, spitzem epigastrischem Winkel, freier zehnter Rippe, herabhängenden Schultern und flügelförmig abstehenden Schulterblättern. Die Extremitäten sind lang, die Muskulatur schwach etc.» STILLER behauptet mit Bestimmtheit, dass dieser Zustand nicht durch Tuberkulose verursacht ist, wie z. B. COHNHEIM, HENLE, CORNET u. a. hiervon überzeugt zu sein scheinen, sondern eine Konstitutionsstörung sui generis ist. Sie prädestiniert zwar zur Tuberkulose, kann aber oft unabhängig von dieser beobachtet werden. Er schreibt hierüber u. a.: »Wir sehen Tausende und Tausende von Asthenikern mit dem markantesten paralytischen Habitus, die in ihrem ganzen Lebenslauf nicht tuberkulös werden und ein hohes Alter erreichen, ja wir sehen eine Anzahl lungengesunder Kinder, welche diesen Habitus schon deutlich zur Schau tragen.»

Ich selbst bin völlig davon überzeugt, dass STILLER Recht hat. Ich habe vielmals ähnliche Beobachtungen gemacht und eine weitere Stütze für diese Ansicht in dem Umstande gefunden, dass der Habitus asthenicus häufig in jüdischen Familien vorkommt, obgleich diese nicht von Tuberkulose heimgesucht sind. Er scheint von Geschlecht auf Geschlecht überzugehen. Andererseits findet man nicht selten bei Rassenmischungen einen ähnlichen Habitus bei langen (»verwachsenen») Individuen und diese fallen relativ leicht der Lungenschwindsucht anheim und werden infolgedessen schon in jüngeren Jahren ausgemerzt. Die Konstitutionsanomalie ist sicherlich das Primäre.

EUGEN FISCHER (1913) hat bekanntlich ein durch Kreuzung zwischen Hottentotten und Europäern entstandenes Mischvolk in Südafrika studiert. Dieses Volk, »die Rehobother Bastards«, leben als ein Hirtenvolk unter sehr günstigen äusseren Verhältnissen. Seine

Untersuchungen zeigen, dass diese Bevölkerung *frei von Tuberkulose ist, aber immerhin eine grössere mittlere Körperlänge als deren beiden Elternrassen besitzt*. Auch BOAS (1895) hat Ähnliches nachgewiesen: Halbblutindianer in Amerika, die ganz und gar so wie die Vollblutindianer leben, sind länger als diese letzteren und auch länger als die französisch-kanadensischen Weiber, von welchen sie ihren Ursprung herleiten.

Experimentalbiologen und Tierzüchter haben bei Kreuzungen und Paarungen zwischen mehr oder weniger nahestehenden Biotypen teils eine grössere Variationsbreite bei den Nachkommen beobachtet, was auch Anthropologen, z. B. BOAS, bei Rassenmischungen gefunden haben, teils ein »Luxurieren« oder eine »Atrophieren«, d. h. die Bastarden können im Verhältnis zu den Elterntypen ein Plus oder Minus im Wachstum aufweisen. Es entstehen Modifikationen einer oder mehrerer Eigenschaften oder ganze Komplexe von solchen. GOLDSCHMIDT drückt sich in seinem Lehrbuch so aus: »Es ist eine alte Erfahrung der Gärtner, der Tierzüchter, wie auch schon der älteren Bastardforschung, dass man oft durch Kreuzung Formen erhalten kann, die an Grösse, Kraft, Wuchs die beiden Elternformen übertreffen.«

Medizinische Forscher, wie FISCHER (1913 u. 1914), SCHLAGINHAUFEN (1920) u. a., haben bei Kreuzungen im Menschengeschlechte Analogien auf diesem Gebiete zwischen Pflanzen, Tieren und Menschen zu finden geglaubt.

Es scheint mir recht wahrscheinlich, dass die vermehrte Körperlänge auf diese Weise erklärt werden kann.

FISCHER ist noch weiter gegangen und hat die Hypothese ausgesprochen, dass beim Menschen Rassencharaktere entstehen können und sich ähnlich wie die Domestikationsphänomene bei den Tieren ändern.

Wenn ich also meine eigenen Erfahrungen in Schweden, welche noch nicht abgeschlossen sind, mit den von anderen Forschern gemachten Beobachtungen vergleiche, komme ich zu dem Ergebnis, *dass Rassenmischungen ausser vielen anderen Wirkungen für die Nachkommen nicht selten eine vermehrte Längenzunahme zur Folge haben, und dass diese hochgewachsenen Menschen öfters als andere von der Tuberkulose angegriffen werden*. Das Primäre ist sicherlich die Konstitutionsstörung, die sich oft in Habitus paralyticus mit vermehrter Körperlänge und stärkerer Disposition für Tuberkulose äussert. Der Tuberkelbazillus findet bei Menschen dieser Art einen günstigeren Boden. Diese Krankheit tritt selbstverständlich nur auf, wo die äusseren



Bedingungen (Ansteckung, Unterernährung, Alkoholismus u. s. w.) vorhanden sind. Fehlen diese, so trifft man nur die Längenzunahme an, welche »die Bastards« in Afrika aufweisen. Ich kann dies auch durch mein Material aus schwedischen Geschlechtern demonstrieren. Es ist theoretisch denkbar, dass tuberkulöse Prozesse die Längenzunahme bei jungen Menschen beschleunigen oder in gewissem Grade vermehren können, so dass hierdurch ein Zirkulus entsteht. Künftige Untersuchungen sollen entscheiden, wie es sich hiermit verhält.

Es ist eine allgemein bekannte Tatsache, dass die Mittelgrösse sich in Europa seit Jahrzehnten sukzessiv recht bedeutend vermehrt hat. Dies gilt mehr oder weniger für alle Kulturvölker. HULTKRANTZ (1896 u. 1919) hat nachgewiesen, dass die Körperlänge bei den schwedischen Militärpflichtigen (Einberufene sowohl wie Untaugliche) von etwa 165 cm im Jahre 1840 auf 169 cm im Jahre 1887 und weiterhin auf 172 cm im Jahre 1914 gestiegen ist. Dies beträgt reichlich ein Millimeter für jedes Jahr von 1887 bis 1914. In Holland war die Längenzunahme nach BOLKS (1914) Untersuchungen prozentuell noch grösser.

Durch WEISSENBERG (1911), FRIEDENTHAL (1914) u. A. wissen wir, dass Rassen von hohem Wuchs frühzeitig mit der Reifesteigerung des Wachstums beginnen und die Wachstumsperiode verlängern. Der hohe Wuchs ist auf längeres, nicht auf intensiveres Wachstum zurückzuführen. Russen und russische Juden haben gleiche Körpergrösse, gleiche Wachstumsintensität und Wachstumsdauer in der Reifezeit, die Engländer von höherer Rassenfigur als obige beginnen früher und enden später mit dem Wachstum.

Es hat den Anschein, dass die Körperlänge innerhalb des Menschengeschlechts im Laufe der Jahrtausende zugenommen hat. Soviel steht jedoch fest, dass auch hier wie auf anderen Gebieten dafür gesorgt ist, dass die »Bäume nicht in den Himmel wachsen.« Es ist daher ziemlich sicher, dass die relativ rasche Zunahme der Körpergrösse, die bei vielen Völkern der Neuzeit konstatiert werden kann, nicht weiter fortschreiten, sondern aufhören oder wieder zurückgehen wird, wenn die jetzt vorhandenen Ursachen nicht mehr da sind. Sie ist daher im grossen ganzen als Ausdruck für Modifikationen anzusehen, deren Ursprung in vermehrter Heterozygotie zu suchen sind. Diese Genvariation aktiviert, so zu sagen, die Längenzunahme.

BOLK kommt zu dem Ergebnis, dass jede Rasse eine erblich bedingte mittlere Körperlänge besitzt. Günstige äussere Verhältnisse sind indessen erforderlich, um diese Länge, das anthropologische Op-

tinummass», zu erreichen. Modifikationen sind aber, wie uns bekannt, nicht erblich. BOLK scheint ebensowenig wie andere daran gedacht zu haben, dass Rassenmischungen und Inzucht an und für sich die Entstehung von Modifikationen in der einen oder anderen Richtung begünstigen können.

Rassenmischungen und Konsanguinität sind in gewissem Grade wohl entgegengesetzte Pole. Allem Urteil nach vermehrt sich die Körperzunahme bei Rassenmischungen innerhalb derjenigen Grenzen, welche von der Natur den verschiedenen Rassen gesteckt sind. Bei Konsanguinität dürfte man auch unter sonst ähnlichen, äusseren Verhältnissen eine geringere Wirkung oder einen Rückgang erwarten können. Dies scheint auch der Fall zu sein. Die Bauernbevölkerung ist in der Regel kleiner von Wuchs, gesetzter und stämmiger als die Fabriks- und Stadtbevölkerung, welche aus ganz natürlichen Gründen mehr vermischt ist. Die Landbevölkerung führt ein besonderes Leben und hat wohl in der Regel nahrhaftere Kost durch Milch, Butter, Eier u. s. w. als die Stadtbewohner, welche alle diese Lebensmittel zu hohen Preisen erwerben müssen. Gleichviel ist es nicht das bessere Milieu, welches in bezug auf die Körperlänge ohne weiteres ausschlaggebend wirkt.

BOLK wies für Holland zwei Distrikte — einen im Norden und einen im Süden — nach, wo während der letzten Jahrzehnte eine blühende ländliche Industrie entstanden ist. Die Industriebevölkerung hat sich an diesen Orten grösstenteils aus den herumliegenden Landesteilen rekrutiert. Sie ist bedeutend höher von Wuchs. BOLK fasst dies so auf, dass die Industriearbeiter unter günstigeren Verhältnissen als die Landarbeiter gelebt haben, eine Erklärung, die mir ziemlich unsicher erscheint.

BOLK hat fernerhin die Körperlänge bei 1500 Juden und 4000 Nichtjuden in Amsterdam während einiger Jahre um 1850 und 1900 studiert. Die Juden sind, wie wir wissen, ein Inzuchtsvolk par préférence, während die christliche Bevölkerung in Amsterdam bezüglich ihrer Herstammung sicherlich wenigstens ebenso gemischt sein dürfte als in anderen grossen Städten Europas. Es zeigt nun, dass die Mittellänge im Jahre 1850 hinsichtlich Juden und Nichtjuden ziemlich gleichartig war — die ersteren wiesen eine Mittellänge von 156,5 cm, die letzteren von 158,5 cm auf. Die Zunahme betrug für 50 Jahre bei den Juden bloss 6,4 cm, bei den Nichtjuden 10,9 cm, also ein beträchtlicher Unterschied. Die maximale Grenze wurde während dieser 50 Jahre für keine dieser Gruppen nennenswert verschoben. Es wäre

ein Leichtes ähnliche Beispiele auch aus anderen Ländern heranzuziehen.

In grösseren Städten, welche durch Zuzug rasch emporwachsen, ist die Mittellänge der Bevölkerung eine grössere als auf dem umliegenden Lande. Dies gilt beispielsweise für Stockholm, Göteborg, Kopenhagen, Petrograd, Karlsruhe, Basel, Zürich u. a. Die Tuberkulosemorbidity steigt hier ebenfalls nicht nur infolge der Rassenmischungen, sondern auch auf Grund des mehr oder weniger schlechten Milieus. In alten stark bevölkerten Städten hingegen oder in solchen kleineren Städten, die nur unbedeutend oder gar nicht an Bewohnern zugenommen haben, mit relativ beständiger Bevölkerung — wie z. B. Madrid und ältere englische Grossstädte — ist die Mittellänge der Bevölkerung geringer als auf dem Lande. Die Tuberkulose richtet in diesen Zentren keine grössere Verheerung an. Solche Angaben von zuverlässigen Beobachtern (QUETELET, AMMON, BEDDOE, ANUTSCHIN u. A.) liegen zahlreich in der Literatur vor.

AMMON (1899) hat mit seinen anthropologischen Untersuchungen an Militärpflichtigen in Baden eine interessante Zusammenstellung der gleichen Art gemacht; siehe untenstehende Tabelle.

TABELLE 2.

Grössenklassen:	Ländl. Wehrpfl.	Eingewanderte		Stadtgeborene	
		Kleinere Städte	Grössere Städte	Kleinere Städte	Grössere Städte
Übermässige u. Grosse .....	23,5	23,1	23,4	25,0	26,7
Kleine u. Minderemässige .....	27,6	29,3	23,5	31,4	27,9

Hieraus ist ersichtlich, dass Hochgewachsene ungefähr in gleich grosser Anzahl unter der Landbevölkerung und unter den in die Städte Eingewanderten vorkommen. Hingegen sind besonders in den grösseren Städten die daselbst Geborenen hochgewachsener.

Was nun wiederum die Kleinwüchsigen betrifft, so findet man, dass das Land und die grösseren Städte ungefähr, in Prozenten gerechnet, eine gleichgrosse Anzahl aufweisen. Die nach den kleineren Städten Zugewanderten, aber auch die daselbst Geborenen sind in einem etwas höheren Prozentsatz kurzwüchsiger als die Landbevölkerung. Die nach grösseren Städten Zugewanderten hinwiederum sind in geringerem Prozentsatz kurzwüchsig.

Die Tabelle 2 veranschaulicht also, dass die Körperlänge in den



grösseren Städten zunimmt, ebenso, obgleich in geringerem Grade, in den kleineren Städten, wo die Anzahl der Kurzwüchsigen ebenfalls sich vermehrt. Da nun kaum behauptet werden kann, dass das Milieu in den Grossstädten besser als auf dem Lande ist, so muss man ein anderes Ursachenmoment, welches die Längenzunahme dort beschleunigt oder direkt erhöht, suchen. Man fragt sich, welches? Die Rassenmischung in den Städten und die stärkere Inzucht auf dem Lande sind hier gewiss bedeutende Faktoren.

Aus dem oben Gesagten scheint mir hervorzugehen, dass das »Blutchaos«, welches bei Kreuzung zwischen mehr oder weniger ungleichen Volks-, resp. Rasseelemente entstanden ist, eine wichtige und tiefliegende Ursache für die konstatierte Längenzunahme bildet. Hiermit gleichzeitig wurde die Disposition zur Tuberkulose ebenso wie eine Reihe von genotypisch bedingten Variationen, welche unter dem Namen »Degeneration« gehen, vermehrt. Der Kampf gegen die Tuberkulose ist infolgedessen weit aktueller als jemals geworden. Durch energische Milieuverbesserungen können wir die Verbreitung der Tuberkelbazillen und deren Fähigkeit, sich im Körper geltend zu machen, gewiss in bedeutend Masse verhindern, doch haben wir dadurch die Konstitution selbst nicht verbessert. Diese Verbesserungen verdecken nur die Mängel im Genotypus als Ganzes betrachtet selbst. Eine rationelle Hygiene muss daher selbstverständlich sowohl auf phänotypische wie auf genotypische Ursachen, d. h. sowohl Milieu als Anlage, Rücksicht nehmen.

Um nicht missverstanden zu werden, muss ich erwähnen, dass nicht alle hochgewachsenen Menschen ohne weiteres minderwertig oder tuberkulös veranlagt sind. Es gibt sicherlich auch eine vermehrte Längenzunahme, welche ganz innerhalb des physiologischen Gebietes fällt. Diese scheint durch günstige Genkombinationen, z. B. bei Kreuzungen zwischen einander nahestehenden tauglichen Rassen, zu entstehen. Es wäre noch viel mehr in dieser Sache hervorzuheben, doch mag dies für eine spätere, ausführlichere Mitteilung über die wichtigsten Ursachen der sukzessiven Längenzunahme bei Kulturvölkern der Neuzeit vorbehalten bleiben.

#### ZITIERTE LITERATUR.

1. AMMON, O. 1899. Zur Anthropologie der Badener. Jena, p. 425.
2. BAUER, J. 1917. Die konstitutionelle Disposition zu inneren Krankheiten. Wien, p. 53.

3. BIEDL, A. 1913. Innere Sekretion. Berlin & Wien.
4. BOAS, Fr. 1895. Zur Anthropologie der nordamerikanischen Indianer. Zeitschr. f. Ethnologie. Bd. 27, p. 366—411.
5. BOLK, R. 1914. Über die Körperlänge der Niederländer und deren Zunahme in den letzten Dezennien. Zeitschr. f. Morph. u. Anthropol. Festschr. f. G. Schwalbe, Bd. XVIII.
6. FISCHER, E. 1913. Die Rehobother Bastards und das Bastardierungsproblem beim Menschen. Jena.
7. — 1914. Die Rassenmerkmale des Menschen als Domestikationserscheinungen. Zeitschr. f. Morph. u. Anthropol. Bd. XVIII.
8. FRIEDENTHAL, H. 1914. Allgem. und spez. Physiologie des Menschenwachstum. Berlin.
9. HÆCKER, V. 1918. Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse. Jena, p. 37.
10. HART, C. 1917. Über die Beziehungen zwischen endokrinem System und Konstitution. Wien. Klin. Wochenschr. p. 1077.
11. HOLMGREN, I. 1909. Über den Einfluss der Basedow'schen Krankheit und verwandter Zustände auf das Längenwachstum etc. Akad. Abhandl. Stockholm.
12. — 1913. Sköldkörteln och människans längdtillväxt. Pop. Naturvet. Revy.
13. HULTKRANTZ, J. V. 1896. Om Svenskarnas Kroppslängd. Ymer.
14. — 1919. Om Rashygien. Uppsala, p. 28.
15. KRAUSE, A. 1910. Körperlänge und Lungenblutungen. Zeitschr. f. Tuberk. Bd. 16.
16. LIVI, R. 1896—1905. Antropometria militare. Roma. Parte II, p. 127—28.
17. LUNDBORG, H. 1908. De la nature intime de la dégénérescence. L'Encéphale.
18. — 1920. Rassen- und Gesellschaftsprobleme in genetischer und medizinischer Beleuchtung. I. Tuberkulosedisposition und genotypisch bedingte »Degeneration«. Hereditas. Bd. I, p. 135.
19. MARTIUS, F. 1899—1909. Pathogenese innerer Krankheiten. 4 Bde.
20. SCHLAGINHAUFEN, O. 1920. Bastardierung und Qualitätsänderung. Natur u. Mensch.
21. STILLER, B. 1907. Die asthenische Konstitutionskrankheit. Stuttgart.
22. STRANDGAARD, N. J. 1908. Über konstitutionelle Ursachen zu Lungenblutungen. Zeitschr. f. Tuberk.
23. WEISSENBERG, G. 1911. Das Wachstum des Menschen nach Alter, Geschlecht und Rasse. Stuttgart.

# VERERBUNGSVERSUCHE MIT EINER BUNTBLÄTTRIGEN BARBAREA VULGARIS

VON K. V. OSSIAN DAHLGREN

UPPSALA

---

**D**IE genetischen Verhältnisse der buntblättrigen Pflanzen sind bekanntlich äusserst wechselnd, und neue Untersuchungen können deshalb ein gewisses Interesse beanspruchen. Aus dem botanischen Garten in Uppsala brachte ich 1916 ein panachiertes Exemplar von *Barbarea vulgaris* nach dem Garten meines Elternhauses in Sala mit um die Erblichkeitsverhältnisse desselben zu studieren.

Die Pflänzchen, welche es nach Selbstbefruchtung gab, waren anfangs rein grün; nach der Auspflanzung entwickelten sich jedoch bei allen — leider wurde die Anzahl nicht notiert — bald gescheckte Blätter.

Die Panachierung wechselt in hohem Grade sowohl das Aussehen wie die Stärke betreffend bei verschiedenen Individuen und bei verschiedenen Teilen derselben Pflanze. Rein weisse Farbe ist nicht beobachtet worden, sondern die Pflanzen sind in den meist wechselnden Mustern gelb und grün gescheckt. Fig. 1 zeigt einige junge Blattrosetten, und die Fig. 2, 3 und 4 geben Abbildungen der Reihe nach geordneter Blätter dreier ziemlich aufs Geratewohl ausgewählter blühender Pflanzen. Zuweilen werden die gelben, bzw. grünen Felder einigermassen von den Blattnerven begrenzt, Regel ist dieses aber keineswegs. Manchmal können die Blätter sektorialpanachiert sein, und in zwei Fällen machte die ganze Pflanze den Eindruck einer Sektorialchimäre. Die Blätter erscheinen öfters wie mit gelber, bzw. grüner Farbe bespritzt. Bei genauerer Untersuchung zeigt es sich, dass auf den gelben Feldern kleine grüne Inseln zahlreich eingesprengt vorkommen. Das Mosaik, welches in dieser Weise entsteht, ist oft so fein, dass Vergrösserung erforderlich ist um die kleinsten grünen Flecken mit voller Deutlichkeit beobachten zu können. Innerhalb chlorophyllfreier Gewebepartien können vereinzelte grüne Zellen isoliert liegen. Zellgruppen mit normalen Chromatophoren können in ver-





Fig. 1. Junge buntblättrige Pflanzen. — Verf. photo.

schiedener Tiefe im Blatte und durch chlorophyllfreie Zellschichten gesondert auftreten.

Die grüne Farbe ist fast immer überwiegend. Eine Pflanze kann ganz grün wirken, und erst bei genauerer Musterung entdeckt man hie



Fig. 2. Bunte Blätter von einem blütentragenden Spross. — Verf. photo.

und da mehr oder weniger gelbe oder gelblichgrüne Partien, je nach der Dicke der chlorophyllfreien Zellschichten oder nach dem Grade ihrer Einsprengung mit grünen Zellen. Besonders häufig ist, dass an einer panachierten Pflanze grosse Teile, ganze Spross-Systeme, ganz grün erscheinen.

Die chlorophyllfreien Zellen leben natürlich durch die  $CO_2$ -Assimilation der grünen, und ist die Pflanze stärker panachiert, kann sie in ihrer Entwicklung bedeutend gehemmt werden, wie es aus Fig. 5 hervorgeht.

Die Buntblättrigkeit scheint auch durch äussere Verhältnisse be-



Fig. 3. Bunte Blätter von einem blütentragenden Spross. — Verf. photo.

einflusst werden zu können. In einem Mistbeet mit  $F_2$ -Pflanzen, wo die Samen recht dicht ausgesäet worden waren, und wo reichlich bewässert wurde, entwickelten sich grosse, grüne Blätter, und erst verhältnismässig spät zeigten einzelne Individuen eine unbedeutende Panachierung, die jedoch nach Verpflanzung auf dem Versuchsfelde in Stärke zunahm.

BEIJERINCK (1904, S. 25) hat die Panachierung bei einer aus einer Samenhandlung in Erfurt erhaltenen *Barbarea vulgaris* studiert und gefunden, dass man durch Auswahl von Seitensprossen und Verwendung derselben als Stecklinge die Buntheit nicht vergrössern oder

vermindern kann. »Selbst durchaus grün erscheinende Zweige«, schreibt er, gaben ebenso ausnahmslos wieder die bunte Hauptform, wie die wegen ihres stark ausgeprägten Buntess gewählten, sodass schliesslich der Versuch aufgegeben wurde. Durch Samenauslese gelang es ihm besser, wie aus folgendem Zitat hervorgeht: Die Selektion hat nun daraus bestanden, einerseits eine Familie zu züchten, wobei die am frühesten, andererseits die am spätesten bunt werdenden Exemplare ausgewählt wurden, wobei jedesmal wieder ein einzelner Samenträger verwendet und also strenge Inzucht beibehalten wurde.



Fig. 4. Blätter eines blütentragenden Sprosses einer stark panachierten Pflanze. — Verf. photo.

Obschon sehr langsam bin ich doch auf diesem Wege sicher weiter gekommen und zwar in beiden Richtungen der Wahl. Trotz siebenjähriger Auswahl wurde doch keine rein grüne Pflanze erzielt.

Im Sommer 1916 kreuzte ich das erwähnte panachierte Individuum mit zwei wildwachsenden, normal grünen Pflanzen, A und B, und führte auch die umgekehrte Kreuzung mit A als Mutterpflanze aus. Die so gewonnenen Samen ergaben etwa ein halbes Hundert vollkommen normaler, ganz grüner Exemplare, welche erst 1918 zur Blüte gelangten. *Barbarea vulgaris* ist nämlich in der Regel zweijährig (oder perennierend), und nur ausnahmsweise kann ein Individuum während derselben Vegetationsperiode keimen und blühen.



Die  $F_2$ -Familien wurden zum grössten Teil in Uppsala aufgezogen. Die meisten wurden Ende April im Freien gesäet; nur die Samen einer geringen Anzahl von Pflanzen wurden in Töpfe gesäet, worauf die aufgegangenen Pflänzchen ausgesetzt wurden. Infolge des trockenen Frühlings fiel die Keimung sehr schlecht aus, und die Zählung der meisten  $F_2$ -Familien wurde bis auf nächste Jahr verschoben, in der Hoffnung, dass weitere Samen im kommenden Herbst und Frühling keimen würden. In einem Vortrage (DAHLGREN 1919) gab ich jedoch eine vorläufige Mitteilung über meine Versuche. Aus verschiedenen Gründen kam ich erst im Juni 1920, nachdem die meisten Exemplare



Fig. 5. Zwei grosse homogen grüne und dazwischen zwei durch ungewöhnlich starke Panachierung in Entwicklung zurückgebliebene Pflanzen. — E. Asplund photo.

zur Blüte gelangt, dazu die Pflanzen zu zählen, welche dabei, da sie oft sehr dicht wuchsen, meistens ausgegraben wurden. Für die Hilfe, welche mir Cand. phil. C. MALMSTRÖM bei dem Zählen leistete, möchte ich ihm hier meinen freundlichsten Dank aussprechen.

In den  $F_2$ -Familien traten auch bunte Individuen auf. Die gefundenen Zahlen sind nachstehend in Tabellenform angegeben.

I. Gescheckte Pflanze  $\times$  normalgrün, Ex. A;  $F_2$ -Pflanzen.

Familie No.	Grün	Gescheckt	Familie No.	Grün	Gescheckt
1	3	0	11	10	0
2	3	0	12	6	2

Familie No.	Grün	Gescheckt	Familie No.	Grün	Gescheckt
3	5	0	13	33	1
4	4	1	14	406	30
5	15	1	15	7	0
6	15	2	16	53	8
7	31	3	17	51	3
8	23	0	18	160	19
9	49	4	19	49	4
10	27	0			

II. Gescheckte Pflanze  $\times$  normalgrün, Ex. B;  $F_2$ -Pflanzen.

Familie No.	Grün	Gescheckt	Familie No.	Grün	Gescheckt
20	15	0	28	25	1
21	2	0	29	16	0
22	14	0	30	28	7
23	17	1	31	34	2
24	52	6	32	71	7
25	2	0	33	25	1
26	19	0	34	15	1
27	28	7	35	20	4

III. Normalgrüne Pflanze A  $\times$  gescheckte Ex.  $F_2$ -Pflanzen.

Familie No.	Grün	Gescheckt	Familie No.	Grün	Gescheckt
36	96	8	40	30	2
37	28	3	41	30	4
38	27	2	42	71	7
39	24	3			

Wenn wir die zwei Familien 27 und 30 und ein paar die nur aus sehr wenigen Individuen bestehen ausser Acht lassen, deutet nichts darauf hin, dass wir es hier mit einer monohybriden Spaltung zu tun haben sollten. Im Ganzen erhalten wir folgende Zahlen:

Gruppe	Familiennummern	Anzahl Individuen		Summe	Verhältniszahlen pro 16	Differenz D	Mittlerer Fehler $M_k$	D/ $M_k$
		grün	gescheckt					
I	1—19	950	78	1028	14,79 : 1,21	$\pm 0,21$	$\pm 0,121$	1,77
II	20—35	383	37	420	14,59 : 1,41	$\pm 0,41$	$\pm 0,189$	2,17
III	36—42	306	29	335	14,61 : 1,38	$\pm 0,38$	$\pm 0,212$	1,82
I—III	1—42	1639	144	1783	14,71 : 1,29	$\pm 0,29$	$\pm 0,092$	3,18

Trotz der Tatsache, dass in den meisten Familien etwas zu viele bunte Pflanzen erhalten wurden, gibt es wohl kaum eine andere Möglichkeit, als dass zwei gleichsinnig wirkende Faktoren den homogen grünen Typus bestimmen, und dass bei Abwesenheit beider dieser gescheckte Pflanzen entstehen. Die Abweichung von der Ratio 15 : 1 ist jedoch auf die Summa Summarum berechnet mehr als dreimal so gross als der mittlere Fehler. Vergleiche jedoch S. 95!

Ein sicheres Kriterium meiner Auffassung lässt sich natürlich dadurch erzielen, dass eine Anzahl  $F_3$ -Familien aufgezogen wird, wo man dann selbstverständlich auch Spaltungszahlen im Verhältnis 3 : 1 (von *Aabb* und *aabB*) erhalten muss. — Offenbar haben wir es hier mit einer Polymerie der Art zu tun, die SHULL (1914, S. 120) als »duplicate determiners» bezeichnet, und die »when separated from each other, produce characters so like that they can not be distinguished from one another.»

Bei Kreuzung gescheckter Individuen mit homogen grünen hat EMERSON (1912) bei *Zea Mays*, IKENO (1917) bei *Plantago major* und CORRENS (1919, S. 604) bei *Capsella bursa pastoris* Spaltung in  $F_2$  im Verhältnis 15 : 1 gefunden. KIESSLING (1914) hat bei *Vicia Faba* sehr komplizierte Verhältnisse, deutlicherweise auf mehrere gleichsinnig wirkende Faktoren beruhend, gefunden, bei deren gänzlichem oder teilweisem Fehlen nach bestimmten Verhältnissen die Abnormität eintritt.»

In jeder der beiden  $F_2$ -Familien 27 und 30 wurden 28 reingrüne und 7 gescheckte Exemplare erhalten. Offenbar liegt hier nicht das Verhältnis 15 : 1 vor (Abweichung  $\pm 2,2$ , mittlerer Fehler  $\pm 0,655$ ), sondern wahrscheinlich die Ratio 3 : 1 (Abweichung  $\pm 0,2$ , mittlerer Fehler  $\pm 0,293$ )<sup>1</sup>. Da alle Pflanzen beim Rechnen ausgegraben wurden,

<sup>1</sup> Von Beispielen einer Spaltung in 3 homogen grüne auf 1 bunte kennt man mehrere, wie bei *Mirabilis Jalapa*, *Lunaria annua*, *Capsella bursa pastoris*, *Ipomoea imperialis*, *Tropaeolum majus* (CORRENS 1909, 1919 und 1920), *Aquilegia vulgaris* (BAUR 1910), *Vitis* (RASMUSON 1916), »Morning Glory» = *Pharbitis*? (HAGIWARA 1920) und wahrscheinlich *Pisum arvense* (KAJANUS 1918). Bei *Godetia Whitneyi* fand RASMUSON (1919, S. 401) buntblättrige Exemplare, die jedoch mehr als ein Viertel der ganzen Anzahl von Pflanzen ausmachten. — Eine Maisrasse, *Zea japonica*, zeichnet sich durch Blätter aus, die der Länge nach in verschiedenen Nuancen von Grün neben Gelb und Weiss gestreift sind. Nach Kreuzung mit einer reingrünen Sorte erhielt MILES (1915, S. 203) in  $F_2$  die Spaltung 3 : 1, aber nur wenn Aleuronfarbe bei den  $F_1$ -Pflanzen fehlte. Bei Kreuzung einer anderen grüngestreiften Rasse mit dem Normaltypus ergab sich dieselbe Spaltung (S. 205). — Die Buntblättrigkeit bei den soeben erwähnten Pflanzen ist nicht von ein und demselben Typus.



lässt sich dieses leider nicht durch eine  $F_3$ -Analyse bestätigen. Wahrscheinlich haben wohl zwei mutierte Pollenkörner, welche also Träger bloss des einen der beiden supponierten Faktoren gewesen sind, die Befruchtung zustandegebracht. Ein solches Verhältnis braucht nicht zu überraschen, und Gegenstücke fehlen auch nicht. So schreibt z. B. NILSSON-EHLE (1913, S. 299): »Dass aus noch ganz unbekannten Ursachen ein stetig wiederholtes, wenn auch prozentisch sehr seltenes Wegfallen von Chlorophyllfaktoren stattfindet, geradeso wie ich es beim Hafer mit Bezug auf das Wegfallen eines Faktors für schwarze Spelzenfarbe geltend gemacht habe, darüber scheint mir wenigstens bei der Gerste, wo infolge der fast ausschliesslichen Selbstbestäubung die Sache relativ einfach liegt, wenig Zweifel bestehen zu können.»

Sieht man von den Familien 27 und 30 in Gruppe II ab, so wird die Abweichung der übrigen vom Verhältniss  $15 : 1 \pm 0,05$  und der mittlere Fehler  $\pm 0,207$ . Die entsprechenden Zahlen für die Summa Summarum der Tabellen I, II und III werden dann  $\pm 0,22$  und  $\pm 0,094$  und  $D/M_k$  2,29, d. h. nicht dreimal so gross als der mittlere Fehler.

Neuerdings hat CORRENS (1919) die Erblichkeitsverhältnisse einer buntblättrigen *Capsella bursa pastoris*, *albovariabilis* genannt, eingehend untersucht und dabei prinzipiell sehr wichtige und interessante Wahrnehmungen gemacht. Ich zitiere (S. 605): »Das Merkwürdige an der *albovariabilis*-Sippe ist, dass es sich bei ihr um ein Merkmal handelt, das einerseits sicher auch genotypisch, nicht nur phänotypisch veränderlich ist, und anderseits den Mendelschen Gesetzen folgt, dass die Sippe, kurz gesagt, durch eine *veränderliche Erbanlage* bedingt ist.» Die Panachierung ist nämlich durch »eine an ein Gen gebundene Krankheit« bedingt. Diese »Krankheit« des Gens kann ab- oder zunehmen oder sogar ganz aufhören, und hieraus folgt ein starker Wechsel des Grades von Buntheit sowie auch zuweilen ihr vollständiges Verschwinden (auch genotypisch) sowohl an verschiedenen Sprossen wie auch bei verschiedenen Individuen der Nachkommenschaft. Bei Kreuzung mit normalen Pflanzen dominiert die homogen grüne Farbe. Am Schluss seiner interessanten Abhandlung teilt CORRENS (S. 608) mit, dass auch bei anderen Cruciferen *albovariabilis*-Sippen auftreten mögen. Seine Versuche mit *Alliaria officinalis* und unserer *Barbarea*-Art sind jedoch technischer Schwierigkeiten wegen noch nicht weit genug gediehen. Ist die gescheckte *Barbarea* eine *albovariabilis*-Rasse, so liegt darin eine Erklärung des in so hohem Grade wechselnden Aussehens der Pflanzen sowie auch der vorstehend angeführten Selektions-

Versuche von BELJERINCK, bei denen sich der Grad der Panachierung erblich verändern liess.

Ein ganz anderer, nicht mendelnder Typus von Buntheit ist auch bei unserer Pflanze bekannt. In seiner »Einführung« teilt nämlich BAUR (1914; 1919, S. 300) beiläufig mit, dass bei *Beta vulgaris*, *Brassica oleracea* und *Barbarea vulgaris albomaculata*-Formen angetroffen sind, d. h. solche bei denen sich die Panachierung allein von der Mutterpflanze vererben lässt. Über letztgenannte hat mir Professor BAUR gütigst brieflich Folgendes mitgeteilt: »Mein Material stammte von einer im Freien gefundenen bunten Pflanze aus einem sonst grünen Bestande. Damit habe ich ungefähr im Jahre 1909 einige Kreuzungen gemacht, die ergaben, dass rein mütterliche Vererbung vorliegt. Notizen darüber

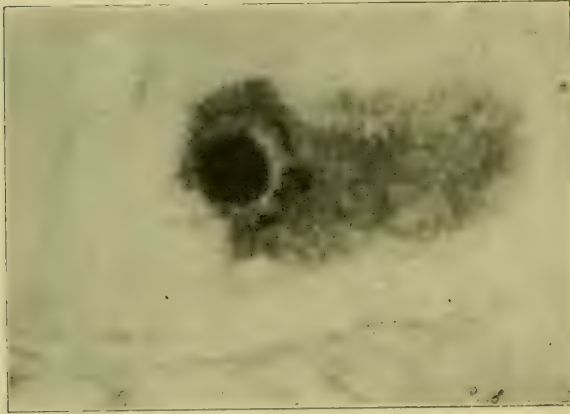


Fig. 6. Spermazelle und sekundärer Embryosackkern von *Plumbagella micrantha*. — Vergr. 800. — Verf. photo.

habe ich nicht mehr, es waren aber, soviel ich mich erinnere, aus der Kreuzung gescheckt  $\times$  grün eine Anzahl Keimlinge, alle gescheckt, aus der Kreuzung grün  $\times$  gescheckt waren es nicht so viele, aber alle grün. Es giebt von *Barbarea vulgaris* im Handel eine bunte Sorte, diese ist deutlich von der Sippe verschieden, die ich seinerzeit in Kultur hatte.»

Bei den erwähnten Pflanzen und einigen anderen wird die Vererbung der Scheckigkeit nicht durch den Zellkern sondern durch das Plasma der Eizelle vermittelt. Mit den Spermakernen hingegen wird kein »krankes« Plasma bei der Befruchtung hinzugeführt, selbst wenn die Vaterpflanze bunt sein sollte. Ein solcher Fall liegt jedoch bei *Capsicum annuum* vor, wo IKENO (1917) eine nicht mendelnde Scheckigkeit studiert hat, welche sich sowohl durch die weiblichen wie auch durch die männlichen Geschlechtszellen vererbt ( $\text{♀}$  panachiert  $\times$   $\text{♂}$  normal gibt panachiert;  $\text{♀}$  normal  $\times$   $\text{♂}$  panachiert gibt ebenfalls panachiert). Bei vielen Angiospermen passieren nur nackte Spermkerne durch den Pollenschlauch, bei anderen hingegen Spermazellen (Vergl. z. B. FRISENDAHL 1912, S. 46). Zuweilen sind auch mit Eigen-

plasma umgebene männliche Kerne im Embryosack selbst beobachtet worden, wie bei *Saxifraga granulata* (JUEL 1907, S. 19), *Myricaria germanica* (FRISENDAHL 1912, S. 47 u. 51) und *Plumbagella micrantha* (DAHLGREN 1916, S. 61). Da dieses von einer gewissen Bedeutung für das Verständnis der Verhältnisse bei *Capsicum* (wie auch von der bekannten bunten Nachkommenschaft, welche BAUR nach Kreuzung grüner und weisser Sprosse von *Pelargonium zonale* erhalten) ist, gebe ich hier eine unretouchierte Mikrophotographie (Fig. 6) einer Spermazelle im Kontakt mit dem sekundären Embryosackkern bei *Plumbagella micrantha* wieder, welche in einer früheren Publikation (1916) auf einigen Tafeln bei der Reproduktion weniger gut ausgefallen war.

Botanisches Institut, Uppsala, August 1920.

#### ZITIERTE LITERATUR.

1. BAUR, E. Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der »Varietates albomarginatae hort.« von *Pelargonium zonale*. — Zeitschr. f. induct. Abstamm. u. Vererbungslehre, 1. 1909.
2. — Untersuchungen über die Vererbung von Chromatophorenmerkmalen bei *Melandrium*, *Antirrhinum* und *Aquilegia*. — Ib. 4. 1910.
3. — Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. — Berlin, 2. Aufl. 1914. 3. u. 4. Aufl. 1919.
4. BEIJERINCK, M. W. *Chlorella vulgaris*, ein bunter Mikrobe. — Rec. d. Trav. Bot. Néerlandais. 1. 1904.
5. CORRENS, C. Vererbungsversuche mit blass(gelb)grünen und buntblättrigen Sippen bei *Mirabilis Jalapa*, *Urtica pilulifera* und *Lunaria annua*. — Zeitschr. f. induct. Abstamm. u. Vererbungslehre, 1. 1909.
6. — Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. I. *Capsella bursa pastoris albobariabilis* und *chlorina*. — Sitzungsber. d. preuss. Akad. d. Wiss. 1919.
7. — Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. III. *Veronica gentianoides albocincta*, IV. Die *albomarmorata*- und *albopulvera*-Sippen, V. *Mercurialis annua versicolor* und *xantha*. — Ib. 1920.
8. DAHLGREN, K. V. O. Zytologische und embryologische Studien über die Reihen *Primulales* und *Plumbaginales*. — K. Svenska Vet.-Akad. Handl. 56:4. 1916. Auch Diss. in Uppsala 1916.
9. — Vortrag gehalten bei Sitzung in Botaniska Sektionen av Naturvetenskapliga Studentsällskapet i Uppsala am 13 mai 1919. — Svensk Botan. Tidskrift, 14. 1920 (im Druck).
10. EMERSON, R. A. The inheritance of certain forms of chlorophyll reduction in corn leaves. — Ann. Rep. Nebraska Agr. Exp. Sta., 25. 1912. — (Nicht gesehen).
11. FRISENDAHL, A. Cytologische und entwicklungsgeschichtliche Studien an *Myricaria germanica* Desv. — K. Svenska Vet.-Akad. Handl., 48:7. 1912. — Auch Diss. in Uppsala 1912.



12. HAGIWARA, T. On the coupling of two leaf-characters in the Japanese Morning Glory. — The Bot. Mag., 34. 1920.
13. IKENO, S. Studies on the hybrids of *Capsicum annuum*. Part. II. On some variegated races. — Journal of Genetics, 6. 1917.
14. — Variegation in *Plantago*. — Genetics, 2. 1917.
15. JUEL, O. Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Saxifraga granulata*. Nova Acta R. Soc. Scient. Upsaliensis. Ser. IV, 1: 9. 1907.
16. KAJANUS, B. Über eine konstant gelbbunte *Pisum*-Rasse. — Bot. Notiser 1918.
17. KIESSLING, L. Selektions- und Bastardierungsversuche mit weissbunten Pferdebohnen. — Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung, 2. 1914.
18. MILES, F. C. A genetic and cytological study of certain types of albinism in maize. — Journal of Genetics, 4. 1915.
19. NILSSON-EHLE, H. Einige Beobachtungen über erbliche Variationen der Chlorophylleigenschaft bei den Getreidearten. — Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererbungslehre, 9. 1913.
20. RASMUSON, H. Kreuzungsuntersuchungen bei Reben. — Ib. 17. 1916.
21. — Genetische Untersuchungen in der Gattung *Godetia*. — Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 37. 1919.
22. SHULL, G. H. Duplicate genes for capsule-form in *Bursa bursa-pastoris*. — Zeitschr. f. indukt. Abstamm.- u. Vererbungslehre, 12. 1914.

# UNTERSUCHUNGEN ÜBER BASTARDE ZWISCHEN EPILOBIUM HIRSUTUM UND EPILOBIUM MONTANUM

VON Å. ÅKERMAN  
SVALÖF

---

SEITDEM ich im Herbst 1915 meine jetzige Stellung in Svalöf antrat, habe ich mich neben meinen praktischen Pflanzenzüchtungsarbeiten mit experimentellen Erbliehkeitsuntersuchungen beschäftigt, die unter anderem dem Bastard *Epilobium hirsutum*  $\times$  *Epilobium montanum* gegolten haben. Diese Kreuzung wurde ursprünglich mit der Absicht ausgeführt, die Bestimmungen von zwei hier in Schonen angetroffenen *Epilobien*, die man für diese Kombination hielt (MALTE 1903), zu kontrollieren. Ausserdem schien mir aber eine Untersuchung der Nachkommenschaften dieser und anderer *Epilobium*-Bastarde von Interesse zu sein, auch von genetischem Gesichtspunkte; unter anderem, um festzustellen, ob die bei der Gattung *Oenothera* von DE VRIES, HERIBERT-NILSSON, RENNER und anderen Forschern gefundenen Spaltungskomplikationen auch bei der Gattung *Epilobium* vorkommen.

Bastarde zwischen *Epilobium*-Arten werden ja oft in der Natur angetroffen, und in der pflanzensystematischen Literatur sind mehrere solche beschrieben worden. In der grossen Monographie HAUSKNECHTS vom Jahre 1884 sind zum Beispiel schon eine Mehrzahl von Bastarden erwähnt.

In vielen Fällen ist es natürlich für den Systematiker schwer gewesen zu bestimmen, ob eine in der Natur angetroffene von den gewöhnlichen Artpopulationen abweichende *Epilobium*-Form ein Bastard war oder nicht, und festzustellen, welche dessen Elternarten waren. Dieses hat die Forscher schon vor mehreren Jahrzehnten veranlasst, auf künstlichem Wege *Epilobium*-Bastarde zu erzeugen, um auf diese Weise die Bestimmungen zu kontrollieren, wie das bei manchen andern »kritischen« Gattungen (*Salix*, *Rubus*) auch der Fall gewesen ist.

Schon im Jahre 1842 hat der Engländer SALTER über einen auf künstlichem Wege erzeugten Bastard zwischen *Epilobium tetragonum*

und *montanum* berichtet. Der Bastard wurde hergestellt, um zu untersuchen, ob *Epilobium roseum* ein Bastard zwischen diesen beiden Arten wäre. Auch in FOCKES «Pflanzenmischlinge» (1881) und in der Monographie HAUSSKNECHTS werden künstliche *Epilobium*-Kreuzungen besprochen. Während der letzten Jahre sind solche von COMPTON (1911, 1913) beschrieben worden, auch diese hauptsächlich hergestellt, um Bestimmungen von in der Natur angetroffenen Bastarden zu kontrollieren. Im letzten dieser beiden Aufsätze hat COMPTON (1913, S. 80—82) einen Bericht über reziproke Bastarde zwischen *Epilobium hirsutum*  $\times$  *montanum* erstattet. Auf die Beobachtungen COMPTONS werden wir im folgenden zurückkommen.

Eingehendere Untersuchungen über künstliche *Epilobium*-Bastarde, die mit der Absicht ausgeführt wurden, genetische Fragen zu beantworten, sind meines Wissens nur von ERNST LEHMANN (1918, 1919) veröffentlicht worden. LEHMANN'S Untersuchungen haben den Bastarden *parviflorum*  $\times$  *roseum*, *montanum*  $\times$  *parviflorum* und *palustre*  $\times$  *parviflorum* gegolten. Von besonderem Interesse ist, dass LEHMANN bei diesen Untersuchungen feststellen konnte, dass die reziproken Verbindungen erheblich voneinander abweichende Bastarde ergeben haben. Die Unterschiede bestanden in der Behaarung des Stengels, der Form der Blätter, der Grösse der Blüten, der Ausbildung der Staubblätter u. s. w.

Höchst auffallend zeigte sich in allen seinen *parviflorum*-Kreuzungen eine Reihe von Merkmalen in Verbindung damit, ob *parviflorum* als Vater oder Mutter verwendet wurde, ganz gleichgültig aber, mit welcher anderen seiner drei Versuchsarten *parviflorum* zur Kreuzung kam. Wenn *parviflorum* als Mutter diente, zeigte sich der Bastard z. B. stets ausgesprochen steril. Die Antheren bildeten keine Pollen aus, und die Samenanlagen waren verkümmert. Dienten aber dieselben *parviflorum*-Eltern mit den gleichen Partnern als Vater, so waren die Staubblätter zumeist besser entwickelt, häufig mit 50 % und mehr gutem Pollen beladen, und in den meisten Fällen wurden auch Samen ausgebildet. Ausserdem konnte bei Verwendung von *parviflorum* als Mutter eine Reduktion der Petalen festgestellt werden, die in den Kreuzungen *parviflorum*  $\times$  *roseum* am weitesten ging.

Von dem Bastarde *palustre*  $\times$  *parviflorum* hat LEHMANN auch eine  $F_2$  aufgezogen, die eine weitgehende Spaltung zeigte. Die Gene scheinen sich also hier verhältnissmässig frei zu kombinieren und nicht in grossen, starren Komplexen zusammengehalten zu sein, wie man es für *Oenothera* postuliert hat.



Schon im Jahre 1916 führte ich ein paar Kreuzungen zwischen *Epilobium hirsutum* und *montanum* aus. Die aus diesen Kreuzungen erhaltenen Pflanzen wurden jedoch im Sommer 1917 sehr schwer von *Epilobium*-Rost angegriffen, weshalb die Kreuzung dieses Jahr wiederholt wurde. Bei dieser sowie bei später ausgeführten Kreuzungen wurden dieselben Elternpflanzen benützt. Das *hirsutum*-Individuum stammte von Samen eines isolierten *Epilobium*-Individuums aus dem botanischen Garten in Lund, das *montanum*-Individuum dagegen habe ich aus dem hiesigen Institutsgarten genommen. Die Kastrierung der Blumen wurde in einem relativ zeitigen Stadium und die Pollination einige Tage nach der Kastrierung ausgeführt. Die Pergaminbeutel wurden sitzen gelassen, bis die Narben verwelkt waren. Zur Reifezeit wurden neue solche aufgesetzt, um das Davonfliegen der Samen beim Öffnen der Früchte zu verhindern. Im allgemeinen erhielt ich gute Samenbildung, und die Keimfähigkeit der Samen war auch gut.

Die erhaltenen Samen wurden im Herbst in Blumentöpfe mit steriler Erde gesät, und die Keimpflanzen so schnell wie möglich in kleine Holzkisten versetzt, wo sie überwinterten, um im folgenden Frühjahr in meinen Versuchsgarten verpflanzt zu werden. Der Boden hier besteht aus ziemlich schwerem Lehm Boden in hoher Kultur.

Schon bei Beginn des Frühjahrs konnte ich feststellen, dass die Bastarde bedeutend von der Nachkommenschaft der Eltern abwichen, und je weiter die Entwicklung fortschritt, je grösser wurde der Unterschied zwischen ihnen. Zu der Zeit, da *Epilobium montanum* zu blühen anfang — seine Sprosse hatten dann eine Höhe von 60—70 cm — waren die Bastarde im Vergleich zu den *montanum*-Individuen kleine Zwerge mit Sprossen, die nur  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{4}$  so hoch waren. Die Blätter, die bei den Bastarden dicht sassen, waren besonders charakteristisch, kurz und stark bucklig, unbedeutend gestielt, reich an Anthocyan und deshalb ziemlich stark rotgefärbt; bei denen der Eltern dagegen waren sie ziemlich flach und frei von Anthocyan.

Die Behaarung der Blätter und der Stengel war bei den Bastarden nicht besonders stark hervortretend, welches zusammen mit den kurzen, relativ breiten Blättern und der geringen Höhe der Sprosse veranlasste, dass man bei flüchtigem Betrachten zunächst an eine *nanella*-Form von *Epilobium montanum* denken mochte. Dass es eine *hirsutum*-Kreuzung war, haben selbst hervorragende *Epilobium*-Kenner nicht feststellen können.

Die Nachkommenschaft der Elternpflanzen, die neben den Bastarden gepflanzt wurden, entwickelten sich vollständig normal, und

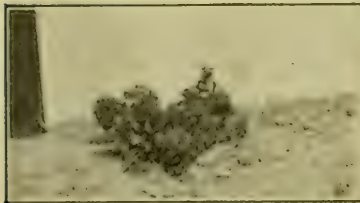
blühten reichlich. Bei den Bastarden wurden auch, wenigstens in einigen Fällen, Blütenknospen ausgebildet, aber diese verwelkten gewöhnlich bald wieder, ohne sich geöffnet zu haben und ohne dass eine Samenbildung stattfand. Bei einzelnen Bastardindividuen erreichten die Blütenknospen eine kräftigere Entwicklung, und in einigen Fällen öffneten sie sich auch etwas, sodass die Staubbeutel und



a



c



b

Fig. 1. Eine dreijährige  $F_1$ -Pflanze aus der Kreuzung *Epilobium montanum*  $\times$  *hirsutum* (b) nebst den Elternpflanzen. — a *Epilobium montanum* — c *Epilobium hirsutum* (nur ein Spross der ursprünglichen Pflanze). Im Freien aufgezogen. Etwa  $\frac{1}{10}$  der natürlichen Grösse.

Narben exponiert wurden. Die Blütenblätter waren dagegen sehr kurz, und man konnte sie erst bei einer näheren Untersuchung der Blüte entdecken.

Die Sprosse, die diese Blüten trugen, waren gewöhnlich etwas höher als die andern und hatten längere, nicht ganz so stark bucklige Blätter.

In Fig. 1 finden wir eine  $F_1$ -Pflanze von der Verbindung *Epilobium montanum*  $\times$  *hirsutum* — 3 Jahre alt — nebst dem Elternindividuum



a

b

c

Fig. 2. Eine zweijährige  $F_1$ -Pflanze aus der Kreuzung *Epilobium hirsutum*  $\times$  *montanum* (b) nebst Descendenten der Elternpflanzen. — a *E. hirsutum* — c *E. montanum*. Etwa  $\frac{1}{3}$  der natürl. Grösse. Im Freien aufgezogen.

von *Epilobium montanum*, und einem Teil der jetzt weit verbreiteten *hirsutum*-Pflanze, und in Fig. 2 eine  $F_1$ , von der reziproken Verbindung, nebst einem der Nachkommen von je einer Elternart. In



Fig. 3 wird ein Exemplar von der letzten Kreuzung in stärkerer Vergrößerung wiedergegeben.

Im Herbst bildeten sich bei den Bastarden an der Basis der Sprosse eine Mehrzahl überwinternder Blattrosetten mit ziemlich dicken, ovalen, glatten und mit kleinen Zähnen versehenen Blättern. Diese Blattrosetten sassen dicht aneinander, und eigentliche Stolonen von der Art, wie man sie bei *Epilobium hirsutum* findet, kamen kaum vor. Auf alle Fälle scheint die Eigenschaft des *montanum*, sehr kurze Internodien auszubilden, stark zu prävalieren. Das Aussehen der Wintersprosse im übrigen geht aus Fig. 4 hervor.

Von Interesse ist auch, dass die Wintersprosse sich bei den Bastarden im allgemeinen etwas früher zu entwickeln scheinen, als bei den beiden Elternarten.



Fig. 3. Eine zweijährige *F*<sub>1</sub>-Pflanze aus der Kreuzung *Epilobium hirsutum* × *montanum*. Im Versuchsgarten aufgezogen. Etwa  $\frac{1}{6}$  der natürl. Grösse.

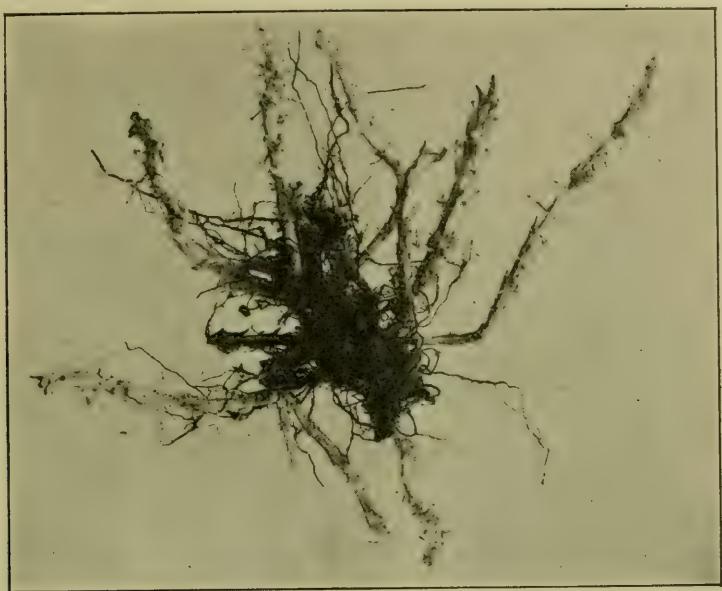
Einen Unterschied zwischen den reziproken Kreuzungen habe ich bis jetzt nicht feststellen können, was mit Rücksicht auf die von LEHMANN erhaltenen Resultate von grossem Interesse ist.

Im Jahre 1918 wurden noch weitere Kreuzungen ausgeführt, bei welchen die genauesten Vorsichtsmassregeln eingehalten wurden. Die davon erhaltenen Samen wurden erst im Frühjahr 1919 ausgesät. Der grösste Teil der Keimpflanzen (ungefähr 50 Stück von jeder Kombination) wurde auch dieses Mal in meinen Versuchsgarten verpflanzt. Einige wurden jedoch in Blumentöpfe gepflanzt, um für spezielle Untersuchungen verwendet zu werden (vergl. unten). Sämtliche im Freien angebaute Pflanzen entwickelten sich auf dieselbe Weise wie die vorher beschriebenen.

Zugleich mit den Kreuzungen wurden immer einige Blüten der Elternpflanzen isoliert. Die dabei erzeugten Samen wurden zugleich mit denen der Bastarde ausgesät, und die erhaltenen Keimpflanzen neben die Bastarde verpflanzt. Die Descendenten der Elternpflanzen haben sich ganz gleichförmig gezeigt. Dieses deutet ja darauf hin, dass die Elternpflanzen stark homozygotisch sind, was auch daraus hervorgeht, dass die *F*<sub>1</sub>-Generationen einheitlich waren.

Wie oben angeführt worden ist, hat COMPTON im Jahre 1913 über künstliche Bastarde zwischen *Epilobium hirsutum* und *montanum*

einen Bericht erstattet. In den Fällen, wo *hirsutum* als Mutter angewandt wurde, erhielt auch er die oben beschriebene, blütenlose Zwergform. Die starke Buckligkeit und den reichen Anthocyangehalt der



a



b



c

Fig. 4. Eine  $F_1$ -Pflanze aus der Kreuzung *Epilobium hirsutum*  $\times$  *montanum* (b) nebst zwei Descendenten der Elternpflanzen. Im Freien aufgezogen. Winterstadium ( $^{21}_{12}$  1920 photographiert).  $\frac{1}{c}$  der natürl. Grösse. — a *E. hirsutum* — c *E. montanum*.

Blätter erwähnt er jedoch nicht. Gleichwie in meinen Kulturen kamen auch in denen von COMPTON ab und zu Sprosse vor, die kräftiger waren als die übrigen, und bei denen die Blütenknospen in ihrer Entwicklung weiter gingen, als es im allgemeinen der Fall war. In

der reziproken Verbindung (*montanum*  $\times$  *hirsutum*) entwickelten sich merkwürdigerweise nur Sprosse von dem letzteren Typus. Ein gewisser Unterschied kam also hier bei den reziproken Kreuzungen vor. Dieser Unterschied braucht nicht, wie COMPTON auch hervorhebt, von genotypischen Differenzen bedingt zu sein, sondern kann sehr wohl auf besonderen Entwicklungsbedingungen beruhen, was nach meinen eigenen Beobachtungen auch die wahrscheinlichste Auffassung zu sein scheint. Wie aus dem Folgenden zu ersehen ist, können diese Bastarde nämlich sehr stark modifiziert werden.

Im Frühjahr 1919 hatte ich, wie schon vorher erwähnt, einige Bastarde in Blumentöpfe verpflanzt, und um dem häufigen Begiessen derselben zu entgehen, stellte ich sie in den Schatten eines grossen Baumes. Die Sprosse dieser Exemplare wuchsen bedeutend schneller, als die derjenigen im Versuchsgarten; die Blätter verloren dabei etwas von ihrer Buckligkeit und ihrer Anthocyanfarbe. Die Blütenknospen erlangten auch hier eine kräftigere Entwicklung als gewöhnlich und öffneten sich in einzelnen Fällen. Sehr interessant waren die Blütenblätter dieser Blumen. Sie waren nämlich viel grösser als bei Pflanzen, die ich im Freien früher blühen gesehen hatte (vergl. oben), und sogar grösser, als die Blütenblätter des *Epilobium montanum*.

Die Bastarde schienen sich also hier mehr normal zu entwickeln, und ich beschloss infolge dieser Beobachtungen zu untersuchen, ob man nicht durch eine noch geringere Lichtzufuhr die  $F_1$ -Pflanzen dazu bringen könnte, sich noch normaler zu entwickeln und reichlichere Blüten zu erzeugen. Deshalb pflanzte ich vier Zwergexemplare von meinem Versuchsgarten in gewöhnlicher Gartenerde in Blumentöpfe und stellte sie an das gegen Norden gelegene Fenster meines Arbeitszimmers im Institutsgebäude. Hier waren die Pflanzen nur dem diffusen Licht ausgesetzt, das ausserdem durch das Fensterglas geschwächt wurde. Die Blumentöpfe wurden sehr sorgfältig begossen und erhielten verhältnissmässig viel Wasser.

Die Pflanzen schienen sich unter diesen Bedingungen sehr wohl zu befinden und wuchsen viel rascher, als die im Freien. Die Blätter wurden auch bedeutend grösser, bekamen eine mehr ausgezogene Form, entbehrten des Anthocyans und der sonst so charakteristischen Buckligkeit. Allmählich bildeten sich auch Blütenknospen aus, die sich zu vollständig normalen Blüten entwickelten, und deren Blütenblätter an die des *Epilobium hirsutum* erinnerten.

Im Jahre 1920 wurde dieser Versuch mit demselben Resultate wiederholt. Ausser den Bastarden hatte ich die Elternarten mitge-



nommen. Diese und zwei der Bastarde werden in Fig. 5 wiedergegeben. Wie aus den Bildern zu ersehen ist, entwickelten sich auch die Elternarten unter diesen Bedingungen vollständig normal. Ein Unterschied zwischen den reziproken Kreuzungen konnte auch hier nicht,



a

b

c

d

Fig. 5. Zwei  $F_1$ -Pflanzen nebst den Elternarten. Im Zimmer aufgezogen. — a *E. hirsutum* — b *E. hirsutum*  $\times$  *montanum* — c *E. montanum*  $\times$  *hirsutum* — d *E. montanum*.

weder bei diesen Pflanzen noch bei den im vorigen Jahre im Zimmer aufgezogenen, festgestellt werden.

Eine kürzere Beschreibung der Bastarde und Elternarten, so wie sie sich unter oben beschriebenen Umständen entwickelten, sei hier mitgeteilt.

Wie aus Fig. 5 hervorgeht, wuchsen die Stengel der Bastarde aufrecht, waren ziemlich stark verzweigt und erreichten ungefähr

dieselbe Höhe wie bei *Epilobium montanum*. Die Behaarung der Blätter und der Stengel war intermediär. Neben langen, drüsenlosen Haaren kamen auch Drüsenhaare vor, von demselben Aussehen wie bei *Epilobium hirsutum*. Die Blätter waren kürzer als bei *hirsutum* und erinnerten mehr an die von *montanum*, doch waren sie deutlicher eirund und nicht so scharf zugespitzt (vergl. Fig. 6). Bezahnung der Blätter intermediär. Die charakteristische Buckligkeit, der im Freien gezogenen Pflanzen nur schwach hervortretend (Fig. 7). Kelchblätter spitzig wie bei *hirsutum*, Blütenblätter beinahe ebenso lang, wie bei *hirsutum*, aber etwas schmaler (Fig. 7 u. 8). Die Staubblätter hatten sehr kleine Staubbeutel und ent-

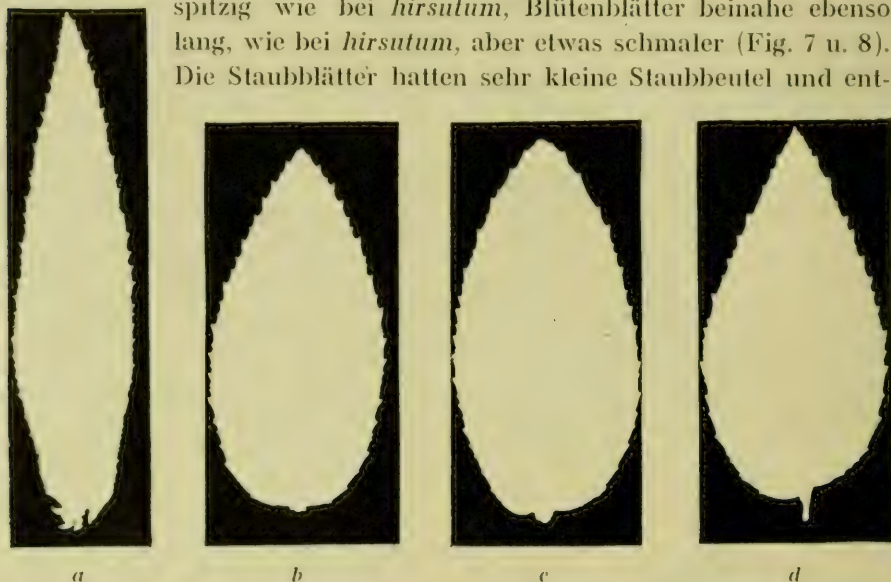


Fig. 6. Laubblätter des unteren Stengelteils von im Zimmer aufgezogenen Pflanzen.  $\frac{2}{3}$  der natürl. Grösse. a *E. hirsutum* — b *E. hirsutum*  $\times$  *montanum* — c *E. montanum*  $\times$  *hirsutum* — d *E. montanum*.

hielten ausschliesslich stark zusammengeschrumpfte Pollenkörner. Die Stempel hatten ungefähr dasselbe Aussehen wie die des *hirsutum* mit tief vierfach gespaltenen Narben. Bei der Isolierung zeigten sich die Bastarde vollständig steril, sicher eine Folge des untauglichen Pollens. Der weibliche Sexualapparat scheint nämlich normal zu fungieren, denn bei Rückkreuzungen mit den Elternpflanzen erhielt ich reichliche Samenbildung.

Samen solcher Rückkreuzungen wurden im Sommer 1920 in grosser Anzahl ausgesät, und ich erhielt auch eine Menge von Keimpflanzen, von welchen manche jedoch schwach waren und bald starben, wie das mit der von LEHMANN (1919, S. 356—357) studierten

$F_2$ -Generation der Kreuzung *palustre*  $\times$  *parviflorum* auch der Fall war. Ungefähr 100 Pflanzen sind jedoch noch in meinen Kulturen am Leben. Diese sind in mancher Hinsicht einander sehr unähnlich, was auf eine starke Spaltung hindeutet.

Die Gene scheinen sich also auch hier verhältnissmässig frei zu kombinieren und sind nicht in starren Komplexen zusammengehalten.

Die stark transgressive Modifizierbarkeit der

$F_1$ -Generation dieser Kreuzungen ist, so weit mir bekannt ist, etwas Alleinstehendes, und es war ja von Interesse, näher festzustellen, welcher oder

welche äusseren Faktoren es waren, die hier modifizierend wirken. In Anbetracht dessen, dass die abnorme Freiluftsform sich normaler entwickelte, wenn der Bastard vom direkten Sonnenlicht in den Schatten versetzt wurde, lag es nahe, anzunehmen, dass das Licht hier eine Rolle spielt, und dass der Bastard, um sich normal entwickeln zu

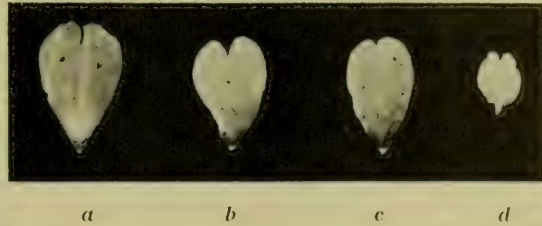


Fig. 7. Kronenblätter der reziproken Bastarde und der Eltern. Im Zimmer aufgezogen. Natürl. Grösse. a *E. hirsutum* — b *E. hirsutum*  $\times$  *montanum* — c *E. montanum*  $\times$  *hirsutum* — d *E. montanum*.

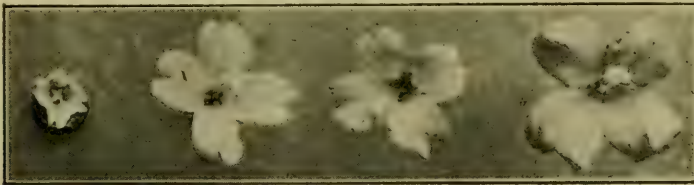


Fig. 8. Blüten zweier  $F_1$ -Pflanzen nebst den Elternarten. Im Zimmer aufgezogen. — a *E. montanum* — b *E. montanum*  $\times$  *hirsutum* — c *E. hirsutum*  $\times$  *montanum* — d *E. hirsutum*.

können, eine schwächere Beleuchtung fordert als die beiden Eltern. Der Bastard wäre also ein ausgeprägteres Schattengewächs als diese.

Man kann ja auch denken, dass der gleichmässiger und reichlichere Vorrat von Feuchtigkeit, den die Bastarde im Zimmer bekamen, Ursache der normaleren Entwicklung sein könnte. Um festzustellen, welche Rolle die Wasserzufuhr spielte, wurde folgender Versuch ausgeführt. Die im Jahre 1920 im Zimmer aufgezogenen Pflanzen,



teilte ich in zwei Gruppen; von denen jede einen der reziproken Bastarde und ein Exemplar von je einem Elterndescendenten enthielt. Die Pflanzen der einen Gruppe erhielten reichlich Wasser, im Anfang 50 ccm und später 100 ccm per Tag, während die der andern Gruppe nur soviel Wasser erhielten, dass sie gerade durchkamen. Die Pflanzen, welche sich unter geringer Wasserzufuhr entwickelten, wurden bedeutend niedriger und schwächer als die, welche reichliche Wasserzufuhr erhielten, aber im übrigen waren sowohl die Elternpflanzen als auch die Bastarde vollständig normal und entwickelten auch normale Blüten. Ein ähnlicher Versuch wurde mit anderen Pflanzen und mit demselben Erfolg etwas später im Sommer ausgeführt.

Die normale Form der Bastarde scheint sich also bei schwacher Beleuchtung ausbilden zu können, auch wenn die Wasserzufuhr eine geringe ist, was beweist, dass die reichliche Wasserzufuhr für die normale Entwicklung der im Zimmer aufgezogenen Pflanzen keine entscheidende Rolle spielt. Doch lässt sich denken, dass bei Bastarden, die im Freien, dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt, aufwachsen, reichliche Wasserzufuhr eine normale Entwicklung verursachen könnte. Versuche mit kräftiger Begiessung von Pflanzen im Freien sind jedoch bis jetzt ohne Erfolg gewesen.

Von anderen äusseren Faktoren, von denen man annehmen kann, dass sie bei der Modifizierbarkeit der Bastarde in Betracht kommen können, habe ich bis jetzt nur Gelegenheit gehabt, die Bodenbeschaffenheit zu untersuchen, und diese Untersuchungen sind noch sehr mangelhaft. Es ist mir jedoch gelungen, festzustellen, dass die Ausbildung der Schattenform stattfindet unabhängig davon, ob die Pflanzen in gutem, kräftig gedüngtem Gartenboden, oder in ziemlich sterilem Kiesboden angebaut werden.

Ich beabsichtige aber diese Versuche in den folgenden Jahren weiter fortzusetzen.

Diejenigen, die die *Oenothera*-Literatur etwas näher kennen, haben sicher schon bemerkt, dass die abnorme Freiluftsform der hier beschriebenen Bastarde, was Wachstum, Buckligkeit der Blätter und abnorme Entwicklung der Blüten betrifft, recht viel an DE VRIES' *Oenothera nanella* erinnert. Nach den von ZEIJLSTRA ausgeführten Untersuchungen (1911 a und b) soll die abnorme Entwicklung bei *Oenothera nanella* durch eine Bakterie verursacht werden, die sich in grosser Menge in den Pflanzengeweben vorfindet. Etwas später (1912) hat DE VRIES zeigen können, dass die schädliche Wirkung dieser Bak-

terien aufgehoben werden kann, wenn man die Pflanzen eine grössere Menge Kalziumphosphat aufnehmen lässt.

Auf meine Veranlassung hat einer unserer Assistenten, Herr P. OLSSON Schnitte durch verschiedene Organe und Gewebe meiner *Epilobium*-Bastarde ausgeführt, um zu untersuchen, ob Bakterien möglicherweise auch hier vorkämen. Diese Untersuchungen haben jedoch bis jetzt einen negativen Erfolg gehabt.

Die hier beschriebenen reziproken Bastarde zwischen *Epilobium hirsutum* und *montanum* unterscheiden sich höchst bedeutend von den in der Natur angetroffenen *Epilobium*-Exemplaren, die ich untersucht habe und von denen man behauptet hat, dass sie diese Kombination sein sollten. Durch das freundliche Entgegenkommen des Konservators OTTO R. HOLMBERG in Lund wurde mir Gelegenheit gegeben einige solcher Exemplare von den Herbarien in Lund, Stockholm und Uppsala zu untersuchen. Einige dieser »Bastarde« waren nur grossblütige *montanum*-Exemplare (bei einem dieser war auch die Bastardnatur vom Sammler stark in Frage gestellt). Andere waren wahrscheinlich Kreuzungen zwischen *hirsutum* und andern Arten als *montanum*. Nur ein von Dr. M. O. MALTE in Benestad (Südl. Schonen) angetroffenes Exemplar, das er in den Botaniska Notiser, Jahrgang 1903 beschrieben hat, war der Schattenform meiner Bastarde ähnlich.

Der Bastard MALTES, den ich während der letzten Jahre hier in Svalöf selbst in Kultur habe, entwickelt sich aber im Freien angebaut ebenso normal, wie die Elternarten. In dieser Hinsicht unterscheidet er sich also von meinen Bastarden. Ausserdem sind die Ausläufer bei diesem etwas länger als bei jenen. Vielleicht können diese und andere sich vorfindenden Unterschiede darauf beruhen, dass MALTES Bastard durch Kreuzungen anderer, als der von mir angewandten Formen der beiden Arten, entstanden ist.

Auch andere Erklärungen könnten angeführt werden, aber wir wollen über solche Fragen hier nicht theoretisieren.

#### ZITIERTE LITERATUR.

1. COMPTON, N. 1911. Notes on *Epilobium* Hybrids. — Journ. of Bot., Vol. 49 p. 158—163.
2. — 1913. Further Notes on *Epilobium* Hybrids. — Journ. of Bot., Vol. 51 p. 79—85.
3. FOCKE, W. O. 1881. Pflanzenmischlinge. Berlin.
4. HAUSSKNECHT, C. 1884. Monographie der Gattung *Epilobium*. Jena.

5. LEHMANN, ERNST. 1918. Über reziproke Bastarde zwischen *Epilobium roseum* und *parviflorum*. — Zeitschr. f. Bot., Jahrg. 10, p. 491—511.
6. — 1919. Weitere *Epilobium*-Kreuzungen. — Ber. d. d. bot. Gesellsch., Bd. 37, p. 347—357.
7. MALTE, M. O. 1903. *Epilobium hirsutum* L.  $\times$  *montanum* L. — Botaniska Notiser, Lund, p. 277—286.
8. SALTER, BELL. 1852. Phytologist. (Nach COMPTON (1911) zitiert!).
9. DE VRIES, HUGO. 1912. *Oenothera nanella*, healthy and diseased. — Science N. S. 35, p. 753—754.
10. ZEIJLSTRA, H. 1911 a. *Oenothera nanella* de Vries, eine krankhafte Pflanzenart. — Biolog. Centralblatt, Bd. 31, p. 129—138.
11. — 1911 b. On the cause of dimorphism in *Oenothera nanella*. — Konink. Akad. van Wetensch. te Amsterdam, Vol. 13, 2:nd part, p. (680)—(685).



# ÜBER DIE VERERBUNG ANORMALER ÄHREN BEI *PLANTAGO MAJOR*

VON C. HAMMARLUND

WEIBULLSHOLM, LANDSKRONA

(With a summary in English)

IN den meisten teratologischen und auch in einigen pathologischen Handbüchern kommen Beschreibungen von mehreren Formen der *Plantago major* mit auf verschiedene Weise »missbildeten« Ähren vor. Mit einigen dieser anormalen Typen bin ich seit mehreren Jahren beschäftigt, um deren genetische Verhältnisse zu erforschen. Da einige von diesen Untersuchungen nun abgeschlossen sind, will ich die bis jetzt erreichten Resultate hier näher erörtern.

Die Formen, mit welchen ich gearbeitet habe, sind die folgenden:

*Typus 1.* Gewöhnliche Form mit langgestielten, aufrechten, einfachen Ähren. Bracteen klein, gewöhnlich kürzer oder bisweilen bei den untersten Blüten der Ähre gleich lang oder unbedeutend länger als die Blüte. Samen verhältnismässig gross (Gewicht von 1000 Körnern ca. 0,28 gr.). Diesen Typus nenne ich im Folgenden »normal« (Fig. 1).

*Typus 2.* Form mit verzweigten Ähren. Weicht von vorgenannter nur darin ab, dass die Ähren nicht einfach sind, sondern mehr oder weniger verzweigt. Bei einigen Pflanzen sind alle Ähren verzweigt, bei anderen nur eine grössere oder kleinere Anzahl, während die übrigen einfach sind. Diesen Typus nenne ich »verzweigt« (Fig. 2).

*Typus 3.* Form mit unverzweigten Ähren, deren Bracteen stark verlängert, laubblattähnlich und deutlich gestielt sind. Diese Blätter gewöhnlich mit nur einem grösseren Nerv. Die Blattspreite ist nicht flach, sondern mehr oder weniger wellenförmig, am Blattstiel herunterlaufend. Die untersten Bracteen etwa 4—5 cm lang. Die Grösse nimmt gleichmässig nach oben ab, sodass die Bracteen in der Spitze der Ähre ca. 1 cm lang sind. Sie sind steif und schräg nach oben gerichtet. In ihren Winkeln befinden sich vereinzelt, ungestielte Blüten. Der Ährenstiel und die Ährenspindel sind verlängert wie bei

dem normalen Typus. Diesen Typus nenne ich »pyramidenförmig« oder »pyramidisch« (Fig. 4).

*Typus 4.* Ebenso wie bei Typus 3 sind die Bracteen blattförmig, aber viel kräftiger entwickelt. Sie erreichen bei den untersten Blüten

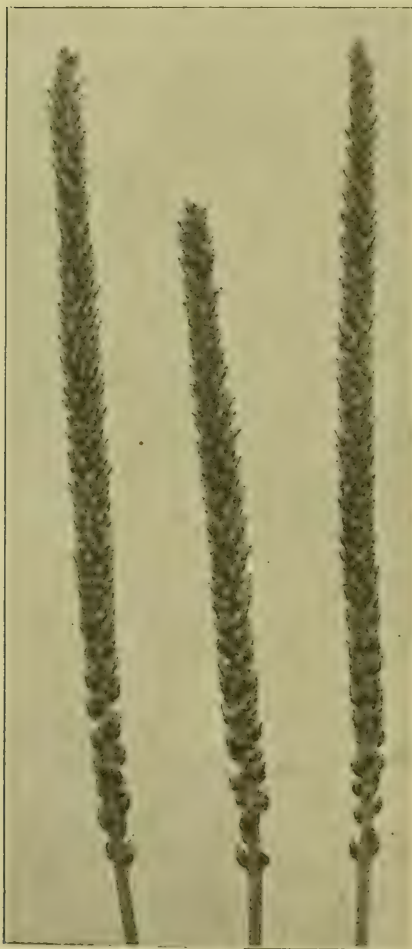


Fig. 1. »Normale« Ähren (Typus 1).

oft eine Länge von etwa 12—15 cm und sind viel langgestielter als bei Typus 3, ohne scharfen Übergang zwischen Stiel und Spreite. Blattfläche flach, gewöhnlich mit drei grösseren Nerven. Der Ährenstiel oft und in noch höherem Grade die Ährenspindel stark verkürzt. Hierdurch werden die Bracteen nach aussen gerichtet und die untersten oft mehr oder weniger hängend. Blüten in den Winkeln der untersten Bracteen vereinzelt, ungestielt, gut entwickelt, höher nach oben rudimentär oder ganz verschwunden. Diesen Typus nenne ich »rosettenförmig« oder »rosettig« (Fig. 5).

*Typus 5.* Meist Typus 4 ähnlich, mit sehr langen Bracteen und stark verkürzten Ährenspindeln. Unterscheidet sich von diesem Typus dadurch, dass er nicht einzelne Blüten in den Bracteenwinkeln sitzend hat, sondern statt dessen langgestielte Kleinähren mit verlängerten Ährenspindeln bildet. Diese Kleinähren sind in ihrem Bau denjenigen von Typus 3 vollständig gleich, obwohl natürlich kleiner. In den Bracteenwinkeln der Kleinähre

sitzen einzelne, ungestielte, gutentwickelte Blüten. Diesen Typus nenne ich »umbellatum« (Fig. 7).

*Typus 6.* In jeder Hinsicht Typus 1 gleich, nur dass die Ähren nicht aufwärts gerichtet sind, sondern auf dem Boden liegend und nur in der Spitze aufwärts wachsend. Ausserdem sind die Samen

verhältnismässig klein (Gewicht von 1000 Körnern ca 0,12 gr.). Diesen Typus nenne ich »*kriechend*».

Ausser mit diesen in Bezug auf den Ährenbau unterschiedlichen Typen befasste ich mich auch mit einer stark rotblättrigen Form, welche ich »*rubra*» nenne.



Fig. 2. Verzweigte Ähren von *Plantago major* (Typus 2).

### I. VERZWEIGT ♀ × NORMAL ♂.

Im Sommer 1910 fand ich bei Experimentalfältet in der Nähe von Stockholm in einem abgegrenzten Gebiet etwa zehn Individuen der *Plantago major* mit verzweigten Ähren, die wie der oben beschriebene Typus 2 (Fig. 2) aussahen. Da ich nie vorher diesen Ährenbau bei dieser Art gesehen habe und nun mehrere Individuen davon fand, kam ich sofort auf den Gedanken, dass hier ein Typus von anderer genotypischer Konstitution als bei der gewöhnlichen nor-



malen Form vorliegen müsse. Ich pflanzte deshalb ein Exemplar in einen Topf, und als dasselbe sich ordentlich erholt hatte, kastrierte ich 25 Blüten an einer jungen Ähre. Diese wurden nach einigen Tagen mit dem Pollen der gewöhnlichen *Plantago major* mit normalen Ähren (Typus 1) bestäubt. Der Pollen wurde nicht von einer bestimmten Pflanze, sondern von mehreren genommen. Da die Blüten sehr klein und darum äusserst schwierig zu kastrieren sind, erhielt ich Samen nur in 4 Kapseln, während die übrigen verwelkten, ohne Samen auszubilden. Eine Ähre, welche isoliert und der Selbstbefruchtung überlassen wurde, gab reichlich Samen.

Im folgenden Jahr erhielt ich eine  $F_1$ -Generation von 18 Individuen, welche in sterilem Boden aufgezogen und danach ins Freie

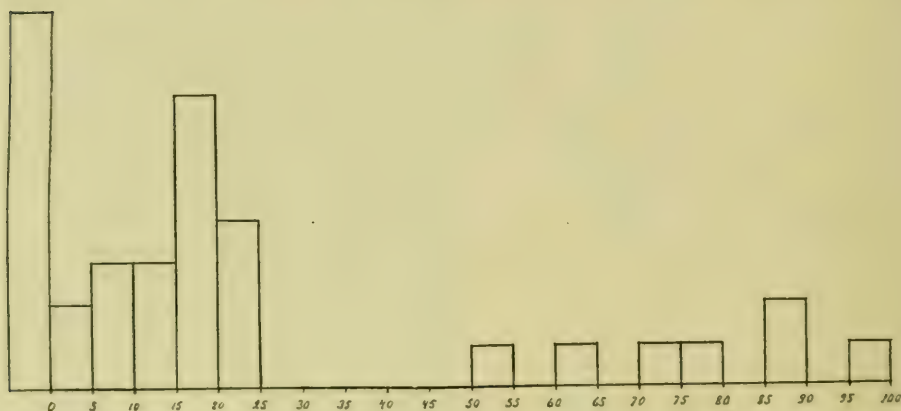


Fig. 3. Graphische Darstellung der Prozentzahl »verzweigter« Pflanzen in den  $F_3$ -Parzellen nach der Kreuzung »verzweigt«  $\times$  »normal« (vergl. Tab. II).

verpflanzt wurden. Sämtliche diese Pflanzen entwickelten nur normale Ähren, von welchen eine von jeder Pflanze mit Pergaminbeutel isoliert wurde. Die Selbstbefruchtung gelang ausgezeichnet, sodass ich etwa tausend Samen von jeder  $F_1$ -Pflanze erhielt. Die Samen von 12 Pflanzen mussten kassiert werden, weil bei der Ernte ein Loch in den Pergaminbeuteln festgestellt wurde, weshalb fremde Befruchtung nicht ausgeschlossen war.

Die Samen, die von der Mutterpflanze nach der kontrollierten Selbstbefruchtung erhalten wurden, wurden ebenfalls ausgesät und lieferten 192 Pflanzen. Von diesen entwickelten sich nur 47 mit normalen Ähren, während die übrigen 145 eine bis mehrere ver-

zweigte Ähren hatten. Eine Spaltung schien somit vorzuliegen im Zahlenverhältnis von 1 : 3.

Das Resultat der  $F_1$ -Generation nach der Kreuzung verzweigt  $\times$  normal ist mit dem der Deszendenten vom Mutterindividuum also vollständig unvereinbar. Die  $F_1$ -Generation nach der Kreuzung ergab ausschliesslich normalährige Pflanzen, woraus man den Schluss ziehen muss, dass »normal» über »verzweigt» vollständig dominiert. Die Nachkommenschaft (durch Selbstbefruchtung) von der Mutterpflanze deutet darauf hin, dass diese heterozygotisch war und eine Spaltung in 3 verzweigte : 1 normale ergab. In diesem Falle müsste somit »verzweigt» über »normal» dominieren. Wenn diese letztere Annahme richtig wäre, müsste indessen die  $F_1$ -Generation nach der Kreuzung im Verhältnis von 1 : 1 spalten. Man könnte ja gewissermassen annehmen, dass eine durchgreifende Selektion stattgefunden hätte, sodass alle verzweigten Individuen abgestorben wären.

Die folgenden Generationen ergaben jedoch eine ziemlich einfache Lösung für dieses scheinbar vollkommen sinnlose Resultat.

Die  $F_2$ -Generation ergab folgende Resultate:



Fig. 4. »Pyramidenförmige» Ähre (Typus 3).

## TABELLE I.

 $F_2$  von Verzweigt ♀ × Normal ♂ (1. Jahr).

Parz. No.	Individuen	Normal : Verzw.	n Norm. : 1 Verzw.
1	197	149 : 48	3,1 : 1
6	243	225 : 18	12,5 : 1
5	295	277 : 18	15,4 : 1
3	194	187 : 7	26,7 : 1
2	197	192 : 5	38,4 : 1
4	188	185 : 3	61,6 : 1

Aus dem Resultat von  $F_2$  geht deutlich hervor, dass »normal» über »verzweigt» dominiert.

Die Spaltungen in den verschiedenen Parzellen sind eigentüm-

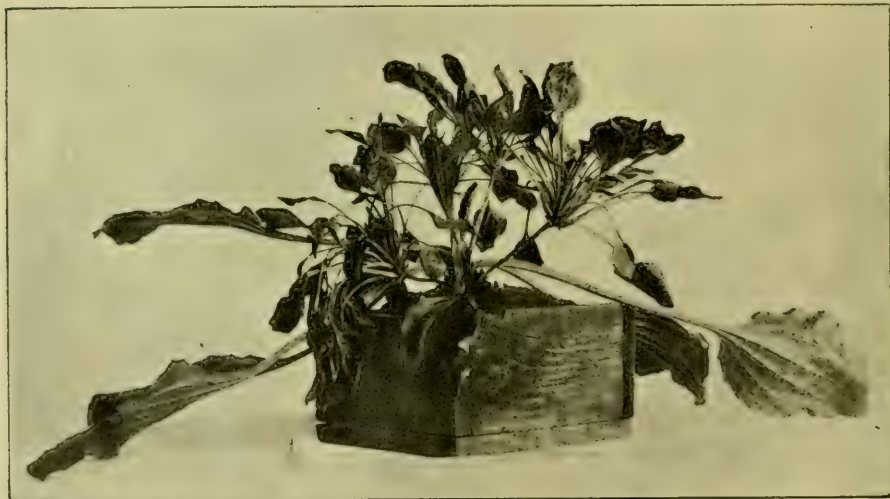


Fig. 5. Eine Pflanze mit »rosettenförmigen» Ähren (Typus 4). Die meisten Laubblätter sind entfernt, damit die Ähren besser zu sehen sind.

lich genug höchst ungleich. Die meisten deuten darauf hin, dass mehrere polymere Faktoren, welche alle normale Ähren bedingen, vorhanden sind. Parzellen 1, 5 und 4 weisen Zahlenverhältnisse auf, welche den Spaltungszahlen 3 : 1, 15 : 1 und 63 : 1 so weit wie man überhaupt verlangen kann, nahekommen. Da der Pollen nicht nur von einer, sondern von mehreren Pflanzen zu der Kreuzung genommen wurde, so könnte man sehr wohl annehmen, dass diese genotypisch ungleich waren. Auf diese Weise würden sich somit die ungleichen Spaltungszahlen in den verschiedenen  $F_2$ -Parzellen erklären lassen.



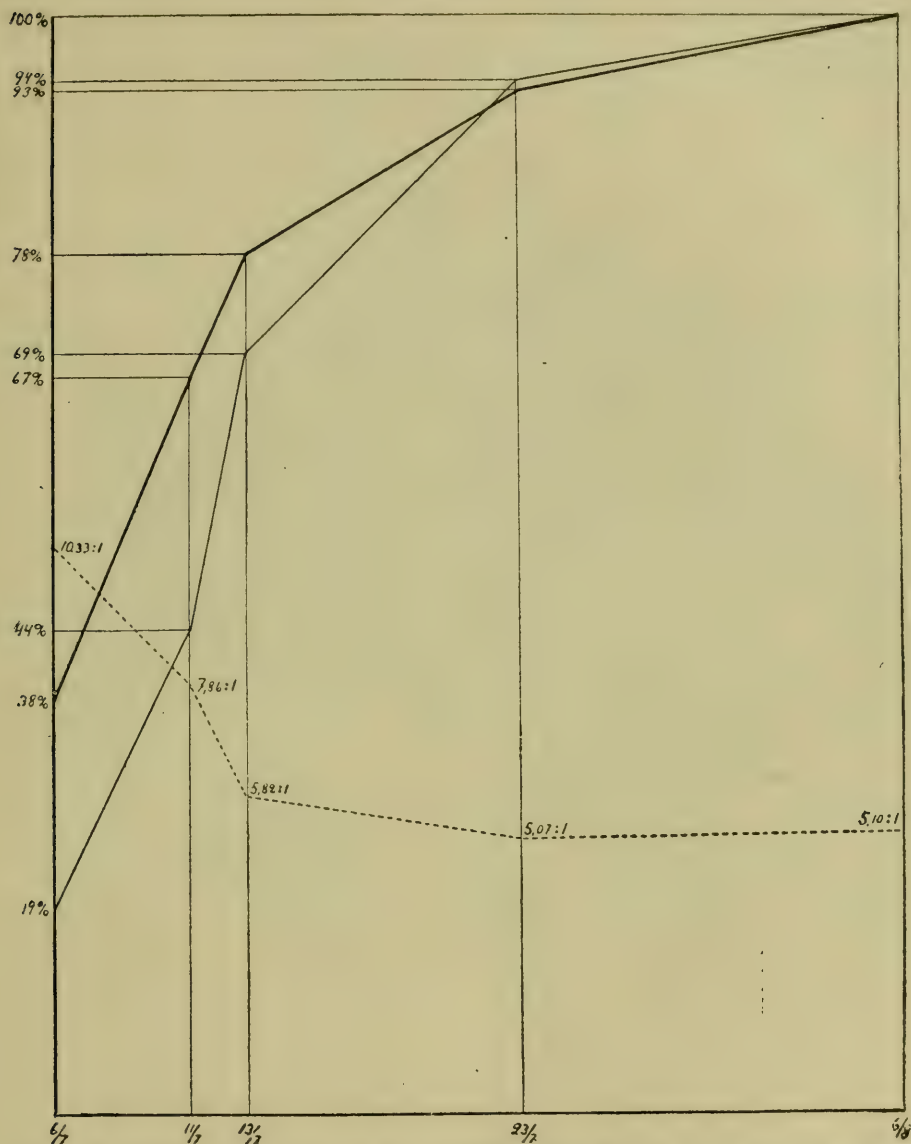


Fig. 6: Graphische Darstellung der Spaltungszahlen (punktirte Linie) und das Prozent der »normalen« (dicke Linie) und der »rosettenförmigen« + »pyramidenförmigen« (schmale Linie). (Vergl. S. 133).

Es war deshalb ganz natürlich, dass ich, von der Annahme ausgehend, dass Parz. 4 eine Spaltung in 63 : 1 zeigte, eine grosse Anzahl Pflanzen von diesen, nämlich 70 mit normalen Ähren und 3 mit verzweigten isolierte. Bei der Ernte wurde ein Teil aus ver-

schiedenen Gründen kassiert. Anerkannt wurden 34 isolierte Ähren von gleich vielen Pflanzen mit normalen Ähren und eine von den Pflanzen mit verzweigten Ähren.

Die Resultate in  $F_3$  gehen aus den Tabellen II und III hervor.

TABELLE II.

$F_3$  von Verzweigt ♀ × Normal ♂.  
(Nach  $F_2$ -Pflanzen mit normalen Ähren).

Parz. No.	Individuen	Norm. : Verzw.	% Verzw.	n Norm. : 1 Verzw.
4	132	6 : 126	95,46	0,05 : 1
6	134	16 : 118	88,06	0,14 : 1
10	94	13 : 81	86,17	0,16 : 1
23	129	32 : 97	75,19	0,39 : 1
13	91	26 : 65	71,43	0,40 : 1
1	98	37 : 61	62,24	0,61 : 1
33	111	52 : 59	53,15	0,88 : 1
16	109	82 : 27	24,77	3,1 : 1
2	126	95 : 31	24,60	3,1 : 1
24	98	76 : 22	22,45	3,5 : 1
26	131	102 : 29	22,14	3,5 : 1
29	140	113 : 27	19,29	4,2 : 1
14	87	72 : 15	17,24	4,8 : 1
30	78	65 : 13	16,67	5,0 : 1
25	127	106 : 21	16,54	5,0 : 1
8	115	97 : 18	15,65	5,4 : 1
7	105	89 : 16	15,24	5,5 : 1
21	139	118 : 21	15,11	5,6 : 1
18	136	117 : 19	13,97	6,2 : 1
3	150	132 : 18	12,00	7,3 : 1
5	142	125 : 17	11,97	7,3 : 1
27	118	107 : 11	9,32	9,7 : 1
11	135	123 : 12	8,69	10,3 : 1
17	151	145 : 6	3,97	24,1 : 1
19	98	97 : 1	1,02	97,0 : 1
9	143	143 normale	—	konst. normal
12	133	133 »	—	» »
15	101	101 »	—	» »
20	95	95 »	—	» »
22	147	147 »	—	» »
28	115	115 »	—	» »
31	136	136 »	—	» »
32	92	92 »	—	» »
34	84	84 »	—	» »

In Tabelle II sind die verschiedenen Parzellen in fallende Serien nach dem Prozent »verzweigt« geordnet. Fig. 3 ist eine graphische Darstellung derselben Prozentzahl mit Intervallen von 5 %.



Fig. 7. Eine »Umbellatum«-Ähre von *Plantago major* (Typus 5). Man bemerke die Kleinähren, die von den Winkeln der stark vergrößerten Bracteen ausgehen.

Tabelle III zeigt die Nachkommenschaft von einer selbstbefruchteten verzweigten  $F_2$ -Pflanze.

TABELLE III.

$F_3$  von Verzweigt ♀ × Normal ♂.  
(Nach  $F_2$ -Pflanze mit verzweigten Ähren).

Parz. No.	Individuen	Norm.: Verzw.	% Verzweigte	n Norm.: 1 Verzw.
35	151	26:125	82,78	0,21:1



Bei einem flüchtigen Blick auf die Resultate in  $F_3$  mag es scheinen, als ob sich für eine derartige Auslegung keine festen Anhaltspunkte vorfinden. Wenn man sie aber näher prüft, wird man feststellen, dass eine Gruppierung der Spaltungszahlen möglich ist. Dies geht vielleicht noch deutlicher aus Fig. 3 hervor. Zuerst können 9 Parzellen mit nur normalen Pflanzen in eine Gruppe für sich gebracht werden. Weiter können 18 Parzellen mit einem Verzweigungsprozent von 1,02 bis 24,77 in eine neue Gruppe, von den übrigen abgesondert, untergebracht werden, was deutlich aus Fig. 3 hervorgeht. Nach dieser Gruppe findet sich eine grosse Lücke, ehe man zu der nächsten Spaltungszahl mit 53,15 % Verzweigt kommt. Darauf folgen die übrigen in ungefähr gleichen Zwischenräumen, bis die niedrigste Spaltungszahl mit 95,46 % Verzweigt diese Gruppe von 7 Parzellen abschliesst.

Auf diese Weise sind somit drei Gruppen ausgeschieden mit einer Parzellenanzahl von 9, 18 bzw. 7. Die Parzellenverteilung nähert sich somit deutlich 1 : 2 : 1, was typisch für eine monohybride Spaltung ist.

Aus den Resultaten in der  $F_2$ -Generation (Tab. I) geht deutlich hervor, dass Normal dominant und Verzweigt recessiv ist. Die Nachkommenschaft von Verzweigt müsste somit konstant verzweigt sein. Tabelle III zeigt die Nachkommenschaft einer solchen Pflanze, aber dieselbe enthält nur 82,78 % Verzweigte statt 100 % die erwartet wurden. Es liegt also gewiss eine Modifikation der Verzweigung vor, sodass diese nicht immer phänotypisch zu sehen ist. Die Parzellenverteilung weist darauf hin, dass hier eine monohybride Spaltung vorliegt. Tabelle II zeigt für die meisten Parzellen der mittleren Gruppe eine deutliche Annäherung zu einer 3 : 1 Spaltung, indem nicht weniger als 14 von den 18 Parzellen dieser Spaltungszahl näher liegen als irgendeiner anderen. Aber kann wirklich 97 : 1 eine modifizierte 3 : 1 Spaltung sein? Dass dies sicher der Fall ist, ebenso wie dass die 7 Parzellen, die in der dritten Gruppe untergebracht wurden, genotypisch konstant verzweigt sind, obgleich sie phänotypisch nur 53,15—95,46 % verzweigt sind, geht mit ziemlicher Sicherheit aus dem Folgenden hervor.

Alle  $F_2$ -Parzellen waren den Winter über stehen geblieben, und die meisten Pflanzen wuchsen im nächsten Jahr wieder neu und wurden besonders kräftig. Bei erneuter Zählung wurden ganz andere Resultate als im ersten Jahre erzielt. In Tabelle IV sind diese zusammengestellt. Um einen besseren Überblick zu bekommen wird hierbei Tabelle I wiederholt.

TABELLE IV.

 $F_2$  von Verzweigt ♀ × Normal ♂.

Pz. No.	Erstes Jahr			Zweites Jahr		
	Ind.	Norm. : Verz.	n Norm. : 1 Verz.	Ind.	Norm. : Verz.	n Norm. : 1 Verz.
1	197	149 : 48	3,1 : 1	196	145 : 51	2,8 : 1
6	243	225 : 18	12,5 : 1	243	186 : 57	3,3 : 1
5	295	277 : 18	15,4 : 1	295	228 : 67	3,4 : 1
3	194	187 : 7	26,7 : 1	192	150 : 42	3,6 : 1
2	197	192 : 5	38,4 : 1	197	142 : 55	2,6 : 1
4	188	185 : 3	61,6 : 1	188	149 : 39	4,1 : 1

## ZWEITES JAHR.

Gefunden: 1000 : 311

 Berechnet:  $983,25 : 327,75 \pm 15,68 \cdot D/m + 1,07$ 

Diese überwinterte  $F_2$ -Generation gibt somit die Lösung für mehrere andere unklare Verhältnisse.  $F_1$  der Kreuzung ergab nur normale Pflanzen. Die Nachkommenschaft des Mutterindividuums zeigte phänotypisch eine Spaltung in 47 Normale : 145 Verzweigte, war aber gewiss genotypisch konstant verzweigt.

Die  $F_3$ -Generation wurde allerdings im zweiten Jahr nicht weiterverfolgt, aber es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass sie aus 7 phänotypisch spaltenden, aber genotypisch konstant verzweigten, 18 phänotypisch unregelmässig, aber genotypisch 3 : 1 spaltenden Parzellen bestand. Die Gruppe von 9 phänotypisch konstant normalen Parzellen ist vielleicht etwas unsicher, denn da die Modifikation so stark sein kann, dass die genotypische 3 : 1 Spaltung phänotypisch 97 : 1 ergeben kann, ist es nicht ausgeschlossen, dass eine etwas stärker modifizierte genotypisch 3 : 1 spaltende Parzelle phänotypisch ganz normal wird. Wenn dies der Fall wäre, könnte dies entschieden werden entweder durch Überwintern des  $F_3$ -Bestandes oder durch die Aufzucht einer  $F_4$ -Generation aus einer Anzahl Pflanzen von den konstant normalen Parzellen. Dies wurde indessen nicht getan, da ein eventueller Fehler in der nun erwähnten Beziehung das Schlussresultat nicht nennenswert beeinflussen kann.

Zum Schluss einige weitere Worte über die Bestandsverteilung in  $F_3$ . Die  $F_2$ -Parzelle (No. 4), in welcher die Pflanzen der  $F_3$ -Generation isoliert waren, bestand im ersten Jahr aus 185 normalen und 3 verzweigten. Von diesen wurden 34 Parzellen gezogen, welche von

34 phänotypisch normalen Pflanzen stammten. Isoliert wurden somit 34 von 185, nicht von 188, wie dies hätte sein sollen. Es wurde somit eine Selektion zum Nachteil der genotypisch verzweigten vorgenommen. Aus den normalen wurden 34 genommen, d. h. 18,38 %. Von den verzweigten hätten somit auch 18,38 % d. h. 0,6 genommen werden müssen. Nach dieser Berichtigung wird das Bestandsverhältnis in  $F_3$

gefunden: 7,6 : 18 : 9

berechnet: 8,65 : 17,30 : 8,65.

Auf Grund der erhaltenen Resultate nehme ich an, dass die normale Ährenform durch einen Faktor  $N$  bedingt wird, welcher vollständig über  $n$  dominiert. Konstant normal hat somit die Formel  $NN$ , die genotypisch verzweigte  $nn$ .

Schliesslich ist zu erwähnen, dass einige Jahre später eine weitere Kreuzung Verzweigt ♀  $\times$  Normal ♂ ausgeführt wurde. In  $F_1$  wurden 105 Pflanzen erhalten, welche alle normale Ähren hatten.  $F_2$  bestand aus 19 Parzellen mit einer Gesamt-Individuenanzahl von 1938, alle mit ausschliesslich normalen Ähren. Wahrscheinlich beruhte dies darauf, dass die Pflanzen unter sehr ungünstigen Verhältnissen auf schlechtem Boden standen und fast vollständig im Schatten, sodass die Modifikation darum so stark wurde, dass keine Verzweigung entstand. Meine Absicht war, sie im nächsten Frühjahr auf einen günstigeren Platz umzupflanzen. Bei meinem Umzug nach einem anderen Ort übergab ich indessen das Land mit der Bedingung, dass die Pflanzen über Winter stehen bleiben sollten. Als ich sie im nächsten Frühjahr abholen wollte, waren sie jedoch sorgfältig vernichtet, weshalb sie niemals näher untersucht wurden. Was dieser Versuch also klarzulegen scheint, ist, dass die Modifikation bisweilen so stark sein kann, dass die Verzweigung vollständig unterdrückt wird.

## II. PYRAMIDISCH ♀ $\times$ NORMAL ♂.

Im Herbst 1914 überliess mir ein Kollege und Freund von mir, Dr. H. Edin in Experimentalfältet ein lebendes Exemplar von *Plantago major* mit Ähren, wie oben als Typus 3 (Fig. 4) beschrieben ist. Das Exemplar war einem Garten bei Vaxholm entnommen. Laut Angabe war dasselbe am Rande eines Rasenplatzes gewachsen. Rings herum im Garten fand sich reichlich von der gewöhnlichen, normalährigen Form vor. Mehrere Individuen von diesem Typus wuchsen in weniger als  $\frac{1}{2}$  m Abstand von der anormalen Pflanze. Die normalährigen trugen jede 4—8 gutentwickelte Ähren. Als ich die



Pflanze empfang, war sie abgeblüht, aber die Samen in den drei Ähren waren auch in den untersten Kapseln noch unreif, weshalb die Pflanze in einen Topf gepflanzt wurde. Hier erholte sie sich schnell, sodass ich mehrere hundert reife Samen erhielt.

Im nächsten Frühjahr wurden die Samen in einer Kiste mit unsterilisierter Erde ausgesät. Sie wurden nicht tief in die Erde gelegt. Die Keimung war sehr ungleichmässig. Nach ca. einem Monat (27. Mai) wurden 49 Pflanzen ausgepflanzt. In der Kiste, welche stehen blieb, kamen allmählich noch weitere Pflanzen auf, sodass ich am 20. Juni neue Pflanzen (48 St.) auspflanzen konnte. Zuletzt erhielt ich eine dritte Portion (27 St.), welche in Töpfe gepflanzt wurde. Von sämtlichen 124 Pflanzen starben 15, ohne Ähren gebildet zu haben, davon 13 der letzten Pflanzung. Von den blühenden 109 Pflanzen hatten 108 pyramidische Ähren, nur eine normale.

Da *Plantago major* in der Literatur als windbefruchtend angegeben wird (z. B. WARMING, Systematische Botanik u. a.) und ausserdem protogyn ist, hielt ich es für sicher, dass sie kreuzbefruchtend ist, was meiner Meinung nach in dem Begriff Windbefruchter liegt, da man sich wohl kaum einen Windbefruchter denken kann, welcher gleichzeitig in höherem Grade Selbstbefruchter ist. Ganz natürlich zog ich darum den Schluss, dass von den 109 Pflanzen die 108 oder wenigstens die Mehrzahl Kreuzungen waren zwischen pyramidisch- und normalährig, in welcher Kreuzung Normal rezessiv war. Die Pflanze, welche normale Ähre hatte, war vermutlich aus einem in die Erde hineingemischten Samen entstanden. Es kam mir jedoch eigentümlich vor, dass der pyramidenährige Typus so selten in der Natur vorkommt. Dies könnte ja vielleicht darauf beruhen, dass die Samen schlechter reifen, da die Kapseln ständig im Schatten der kräftig entwickelten Bracteen sitzen. Die Samen der Ausgangspflanze wurden z. B. nicht reif vor November, obwohl die Pflanze in einem erwärmten Gewächshaus stand, und die Bracteen weggeschnitten wurden, damit die Kapseln besser Licht bekommen sollten. Man könnte ja auch annehmen, dass die normalährige Pflanze allein ein Bastard war, der durch die Kreuzung Normal  $\times$  Pyramidisch, wo Normal dominierte, entstanden war. Dann wären alle die anderen aus Samen entstanden, die durch Selbstbefruchtung gebildet waren. Diese letztere Annahme fand ich jedoch höchst unwahrscheinlich.

Um eine vollkommene Kontrolle über die folgenden Generationen zu bekommen, wurden vier in Töpfen wachsende Pflanzen herausgenommen. Von diesen wurden an jeder Pflanze alle Ähren ab-

geschnitten ausser zwei sehr jungen. Von diesen wurde die eine durch einen Pergaminbeutel isoliert und der Selbstbefruchtung überlassen. Von der anderen Ähre wurde der obere Teil abgeschnitten, sodass nur 8 Blütenknospen übrig blieben. Ferner wurden die Bracteen abgeschnitten und die Blüten kastriert und isoliert, ehe der Griffel herauskam. Nach einigen Tagen wurden sie mit Blütenstaub von normalährigen, wildwachsenden Pflanzen polliniert. Hierbei wurde keine bestimmte *P*-Pflanze angewandt, sondern eine Anzahl Ähren von mehreren Individuen wurde eingesammelt, und der Pollen von diesen wurde über die kastrierten Blüten abgeschüttelt, welche darauf wieder isoliert wurden. Wie vorher erwähnt, befand sich in meiner Pflanzung eine Pflanze mit normalen Ähren. (No. 78—15). Einige von diesen wurden isoliert und der Selbstbefruchtung überlassen.

Sowohl die Isolierungen wie die Kreuzungen gelangen gut. Die ersteren gaben reichlich Samen, und von den letzteren entwickelten gleichfalls mehrere Kapseln von sämtlichen vier Pflanzen gute Samen. Ausserdem erntete ich Samen von einem Teil der im Freien stehenden, nicht isolierten Pflanzen mit Pyramidähren. Diese standen ganz nahe an einem Wegrande, wo normalährige *Plantago major* zu Hunderten wuchsen.

Die  $F_1$ -Generation schien die früheren Annahmen vollständig zu bestätigen.

Was zuerst Pflanze 78—15 betrifft, welche normale Ähren hatte, so hatte dieselbe eine Nachkommenschaft von 84 Individuen, alle mit normalen Ähren. Sie konnte somit wohl kaum Bastard sein, sondern stammte gewiss von einem in die Erde eingemischten Samen her.  $F_1$  der Kreuzung schien zu beweisen, dass die Annahme richtig war, dass Pyramidenährig über Normal dominierte.

Die Samen wurden in steriler Erde ausgesät und ergaben folgendes Resultat:

TABELLE V.  
 $F_1$  von Pyramidisch ♀  $\times$  Normal ♂.

Parz. No.	Indiv.	Gefunden		Berechnet nach 1 : 1		$m_{abs}$	D/m
		Normale	Pyramid.	Normale	Pyramid.		
1	29	17	12	14,5	14,5	$\pm 2,699$	$+ 0,93$
2	35	9	26	17,5	17,5	$\pm 2,958$	$- 2,87$
3	11	9	2	5,5	5,5	$\pm 1,658$	$+ 2,11$
4	20	16	4	10,0	10,0	$\pm 2,236$	$+ 2,68$
Sum	95	51	44	47,5	47,5	$\pm 4,873$	$+ 0,72$

Hier liegen ja ganz hübsche Zahlen für eine Spaltung 1 : 1 vor, wenn man alle 4 Parzellen zusammenzählt. Gewiss sind die Abweichungen in den einzelnen Parzellen gross. Parzelle 2 z. B. mit 26 Pyramidisch : 9 Normal (theoretisch  $26,25 : 8,75 \pm 2,56$ ) scheint fast eine 3 : 1 Spaltung zu zeigen, was doch unmöglich ist. Wenn eine 1 : 1 Spaltung, wie es scheint, in  $F_1$  vorliegt, muss eine der beiden Eltern heterozygotisch gewesen sein, und wenn man annimmt, dass Pyramidisch über Normal dominiert, muss man den Schluss ziehen, dass die pyramidenährige Mutterpflanze ein Bastard war.

Aus den im vorhergehenden Jahre isolierten pyramidischen Ähren, lieferte nur eine Ähre absolut sicher selbstbefruchteten Samen. Von diesen erhielt ich, da die Samen nicht gut keimten, nur 4 Pflanzen, welche alle pyramidische Ähren bildeten. Diese hatten dieselbe Mutterpflanze wie Parz. 1 in Tabelle V. Wegen der geringen Individuenanzahl (4) konnte natürlich, trotzdem alle pyramidenährig waren, diese Parzelle ebenso gut in Pyramidisch : Normal nach 3 : 1  $\pm 0,87$  gespalten sein, da das erhaltene Resultat nur unbedeutend ausserhalb des einfachen Mittelfehlers liegt ( $D/m-1,1$ ), wenn monohybride Spaltung angenommen wird.

Schliesslich möchte ich erwähnen, dass die Nachkommenschaft von einem spontan befruchteten Individuum 23 Pflanzen ergab, alle mit Pyramidenähren. Auch diese Parzelle spricht nicht gegen die Annahme, dass der pyramidenährige Typus dominant war. Das Mutterindividuum muss dann homozygotisch gewesen und mehr oder weniger von in der Nähe stehenden normalährigen befruchtet worden sein, nachdem ich annahm, dass die Selbstbefruchtung verhältnismässig selten vorkommt.

Von den in Tabelle V aufgenommenen Pflanzen wurden 11 normale, 7 pyramidenährige von Parz. 1, 6 normale und 17 pyramidenährige von Parz. 2, 4 normale, 1 pyramidenährige von Parz. 3 nebst 10 normalen und 3 pyramidenährigen von Parz. 4 isoliert. Gutgehiessen wurden bei der Ernte 14 normale und 6 pyramidenährige.

Die zweite Generation wurde in Töpfen mit steriler Erde aufgezogen und später ins Freie verpflanzt. Der Platz war nicht der beste. Die Erde war schlecht und die Parzellen standen ständig im Schatten unter alten Obstbäumen, weshalb viele Pflanzen niemals Ähren trugen. Andere bekamen ihre Ähren sehr spät. Dies war um so mehr zu beklagen, als ein neuer Ährentypus, rosettenförmig, wie als Typus 4, Seite 114 (Fig. 5) beschrieben, als Neuheit in dieser Generation vorkam. Dieser Typus kann im jungen Stadium nicht immer mit



voller Sicherheit von den pyramidährigen unterschieden werden, während der normalährige dagegen bereits sicher erkannt werden kann, wenn die Ähre ca. 5 mm lang ist und noch tief im Blattwinkel sitzt. Die Zählung ist deshalb so ausgeführt, dass ich Normalährig mit Rosettenförmig + Pyramidförmig vergleiche. In Tabelle VI ist das Resultat in  $F_2$  zusammengestellt.

TABELLE VI.  
 $F_2$  von Pyramidisch ♀ × Normal ♂.

Parz. No.	Anzahl blüh. Indiv.	Nicht blüh. %	Gefunden		Berechn. nach 3 n : n		$m_{abs}$	D/m
			Normal	Rosetten + Pyramid.	Normal	Rosetten + Pyramid.		
12	107	0,00	80	27	80,25	26,75	4,48	— 0,06
11	121	0,00	97	24	90,75	30,25	4,76	+ 1,31
10	39	0,00	33	6	29,25	9,75	2,70	+ 1,39
16	94	1,10	72	22	70,50	23,50	4,20	+ 0,36
8	127	1,58	105	22	95,25	31,75	4,88	+ 1,90
5	99	2,00	87	12	74,25	24,75	4,31	+ 2,96
2	86	2,25	60	26	64,50	21,50	4,02	— 1,12
14	121	2,40	84	37	90,75	30,25	4,76	— 1,31
9	92	4,15	79	13	69,00	23,00	4,15	+ 2,41
13	86	5,50	71	15	64,50	21,50	4,02	+ 1,62
15	89	7,10	67	22	66,75	22,25	4,09	+ 0,06
3	86	7,50	67	19	64,50	21,50	4,02	+ 0,62
7	102	10,50	87	15	76,50	25,50	4,37	+ 2,40
6	88	11,00	70	18	66,00	22,00	4,06	+ 0,99
Summe	1337	—	1059	278	1002,75	334,25	15,83	+ 3,55

Von den in  $F_1$  isolierten pyramidförmigen Pflanzen wurden 6 Parzellen mit zusammen 117 Individuen gezogen, alle mit pyramidförmigen Ähren.

Tabelle VI legt deutlich klar, dass alle meine früheren Theorien vollkommen falsch waren. Dies soll jedoch im Zusammenhang mit der  $F_3$ -Generation diskutiert werden.

In Parz. 8, Tab. VI wurde an jeder Pflanze eine Ähre isoliert. Gutgehiessen bei der Ernte wurden 34 normalährige, 2 rosettenförmige und 1 pyramidenförmige.

Die Pflanzen der  $F_3$ -Generation wurden in Tellern mit Sand gezogen, und zwar so, dass die Samen gezählt und ca. 100 auf jeden Teller gelegt wurden. Während die Pflanzen noch ganz klein waren,

wurden sie in die Erde umgepflanzt. Es starben indessen ziemlich viele ab. Die überlebenden wurden ausgepflanzt, als sie die richtige Grösse erreicht hatten. Die Resultate in  $F_3$  sind in Tabelle VII—XII zusammengestellt.

TABELLE VII.

$F_3$  von Pyramidisch ♀ × Normal ♂.

(Spaltung 12 Normal : 3 Rosettförmig : 1 Pyramidisch).

Parz. No.	Anzahl Indiv.	Gefunden			Theoretisch nach 12 : 3 : 1		
		Normal	Rosettf.	Pyramid.	Normal	Rosettf.	Pyramid.
2	75	65	7	3	56,25	14,06	4,69
7	83	58	20	5	62,25	15,56	5,19
20	81	63	14	4	60,75	15,19	5,06
21	69	60	4	5	51,75	12,94	4,31
23	64	48	12	4	48,00	12,00	4,00
27	95	77	16	2	71,25	17,81	5,94
29	72	54	11	7	54,00	13,50	4,50
30	93	70	19	4	69,75	17,44	5,81
31	33	24	5	4	24,75	6,19	2,06
38	83	64	13	6	62,25	15,56	5,19
Summe	748	583	121	44	561,00	140,25	46,75
					m <sub>abs</sub> ± 11,84	± 10,65	± 6,62
					D/m + 1,86	— 1,81	— 0,41

TABELLE VIII.

$F_3$  von Pyramidisch ♀ × Normal ♂.

(Spaltung 3 Normal : 1 Rosettförmig).

Parz. No.	Anzahl Indiv.	Gefunden		Theoretisch 3 : 1	
		Normal	Rosettförmig	Normal	Rosettförmig
1	90	74	16	67,50	22,50
4	89	73	16	66,75	22,25
8	80	62	18	60,00	20,00
10	83	66	17	62,25	20,75
33	90	61	29	67,50	22,50
35	45	33	12	33,75	11,25
36	37	24	13	27,75	9,25
37	7	6	1	5,25	1,75
Summe	521	399	122	390,75	130,25
					m <sub>abs</sub> ± 9,88 D/m + 0,84

TABELLE IX.

$F_3$  von *Pyramidisch* ♀ × *Normal* ♂.  
(Spaltung 3 Normal : 1 Pyramidisch).

Parz. No.	Anzahl Indiv.	Gefunden		Theoretisch 3 : 1	
		Normal	Pyramidisch	Normal	Pyramidisch
5	124	96	28	93,00	31,00
22	59	40	19	44,25	14,75
26	65	48	17	48,75	16,25
32	94	77	17	70,50	23,50
Summe	342	261	81	256,50	85,50

$m_{abs} \pm 8,01 \text{ D/m} + 0,56$

TABELLE X.

$F_3$  von *Pyramidisch* ♀ × *Normal* ♂.  
(Spaltung 3 Rosettförmig : 1 Pyramidisch).

Parz. No.	Anzahl Indiv.	Gefunden		Theoretisch 3 : 1		$m_{abs}$	D/m
		Rosettf.	Pyramid.	Rosettf.	Pyramid.		
43	44	30	14	33	11	$\pm 2,87$	$+ 1,06$

TABELLE XI.

$F_3$  von *Pyramidisch* ♀ × *Normal* ♂.  
(Konstante Parzellen).

Parz. No.	Anz. Indiv.	Normal	Rosettförmig	Pyramidisch
3	123	123	—	—
9	66	66	—	—
11	92	92	—	—
15	6	6	—	—
16	81	81	—	—
24	89	89	—	—
25	94	94	—	—
28	60	60	—	—
34	77	77	—	—
39	84	84	—	—
40	81	81	—	—
41	81	81	—	—
45	62	—	62	—
44	45	—	—	45



TABELLE XII.

 Parzellenverteilung in  $F_3$ .

 (Nach in  $F_2$  normalährigen Pflanzen).

	Anzahl spaltender Parzellen			Anz. Parz. konst. norm.	Summe
	12 norm. : 3 ros. : 1 pyr.	3 norm. : 1 ros.	3 norm. : 1 pyr.		
Gef.	10	8	4	12	34
Theor.	11,33	5,67	5,67	11,33	34,0
m <sub>abs</sub>	$\pm 2,75$	$\pm 2,17$	$\pm 2,17$	$\pm 2,75$	
D/m	$-0,48$	$+1,07$	$-0,77$	$+0,21$	

Nach den Resultaten in  $F_2$  und  $F_3$  stellt sich die Sache ganz anders dar, als ich sie mir im Anfang gedacht hatte.

Der Grundfehler in meinen ersten Annahmen liegt darin, dass ich glaubte, dass *Plantago major* ein typischer Kreuzbefruchter sei. Statt dessen scheint diese Pflanze in der Regel selbstbefruchtend zu sein, was deutlich durch Folgendes gezeigt wird. Die Parzellen 44 und 45 (Tabelle XI) beide konstant, die erstere pyramid- und die letztere rosettföhrig, standen bei drei konstant normalährigen, rotblättrigen Parzellen mit über 200 besonders kräftigen Individuen (Parz. 46, 47 und 48). Nur ein schmaler Gang (ca. 30 cm) trennte sie von einander. Von den Parzellen 44 und 45 wurden frei abgeblühte Ähren von vier Pflanzen von jeder Parzelle geerntet. Bei allen diesen sollte man voraussetzen können, dass sie zum grossen Teil von den Parzellen 46, 47 und 48 mit normalen Ähren polliniert wurden. Das Resultat im nächsten Jahr zeigte jedoch einen Kreuzungsprozentsatz, welcher nicht gross war, nämlich 6 von 78, 8 von 104, 3 von 72, 2 von 74, 8 von 117, 3 von 85, 12 von 105 und 4 von 100 oder 7,69, 7,69, 4,17, 2,70, 6,84, 3,53, 11,43 und 4,00 %. Es muss jedoch erwähnt werden dass die Parzellen etwas geschützt standen, jedoch nicht auf einem vollständig windgeschützten Platz.

Da somit als feststehend angenommen werden kann, dass wenigstens das Material, mit welchem ich arbeitete, im hohen Grade selbstbefruchtend ist bei freiem Abblühen, so sind die Resultate des ersten Jahres sehr leicht erklärlich.

In erster Linie geht aus den Tabellen VI, VII, VIII, IX hervor, dass normalährig dominiert und nicht umgekehrt.

Die Nachkommenschaft von der Ausgangspflanze ergab 108 In-

dividuen mit Pyramidähren. Diese Pflanzen waren sämtlich aus Samen von der Selbstbefruchtung der pyramidährigen, homozygotischen Mutterpflanzen entstanden. Die in der Parzelle befindliche normalährige Pflanze (78—15) war, wie bereits gezeigt, aus einem zufällig in die Erde vermischten Samen entstanden, da die Nachkommenschaft sich als konstant normalährig erwies (s. Seite 126).

Das Resultat in  $F_1$  (Tab. V) kann nicht auf andere Weise erklärt werden, als dass es bei der Kastrierung an der nötigen Vorsicht gefehlt hat. Die Blüten sind klein und äusserst schwierig zu kastrieren. Die Staubfäden sitzen umgebogen in der Knospe und die Antheren werden oft beschädigt beim Herausziehen. Entweder war der Samenstaub fähig zur Befruchtung schon beim Kastrieren, oder er reifte in eventuell zurückgebliebenen Resten nach, und der Pollen von irgendeiner geschädigten Anthere führte einen Teil Selbstpollinationen während oder nach der Kastrierungsarbeit aus. Dann hat der Zufall es gefügt, dass die  $F_1$ -Generation einer 1 : 1 Spaltung gleicht, wenigstens wenn man alle Parzellen (s. Tab. V) zusammenzählt. Nur die normalährigen waren also Bastarde. Die vier Pflanzen mit Pyramidähren, welche nach der Isolierung der Mutterpflanze von Parz. 1, Tab. V entstanden, stellen natürlich eine Parzelle mit konstant pyramidährigen Pflanzen dar.

Die Parzelle von 23 pyramidährigen Pflanzen, welche aus spontan befruchteten Samen eines pyramidährigen Individuums entstand, war natürlich auch konstant pyramidährig. Die spontane Befruchtung war Selbstbefruchtung.

Nach dieser Darlegung der Resultate der beiden ersten Jahre gehen wir zu der  $F_2$ -Generation über.

Durch Isolierung einer Anzahl von  $F_1$  normalährigen Individuen, erhielt ich in  $F_2$  14 Parzellen mit einer Gesamt-Individuenzahl von 1337, wovon 1059 normalährig und 278 rosetten- und pyramidährig waren. Bei einer Spaltung von 3 : 1 würde dies theoretisch  $1002.75 : 334.25$  = 15.83 ausmachen. Die Abweichung ist somit ziemlich gross, mehr als 3 Mal den mittleren Fehler (s. Tab. VI). Es hatte offenbar eine Selektion zum Vorteil der normalährigen stattgefunden.

Wie vorher erwähnt, wuchs diese Generation unter ziemlich ungünstigen Verhältnissen, sodass mehrere Pflanzen niemals Ähren bildeten und somit bei der Zählung nicht berücksichtigt werden konnten. Ich hatte vorher geglaubt feststellen zu können, dass die normalährigen im Durchschnitt früher Ähren bildeten als die rosetten- und pyramidährigen und hatte deshalb einige Parzellen mehrere

Male abgezählt, um zu kontrollieren, ob diese Beobachtungen richtig wären. So wurde z. B. Parz. 8 (Tab. VI) am  $\frac{6}{7}$ ,  $\frac{11}{7}$ ,  $\frac{13}{7}$ ,  $\frac{23}{7}$ ,  $\frac{6}{8}$  abgezählt. Die Resultate sind graphisch dargestellt in Fig. 6, wo die Zählungstage an der Abszisse angegeben sind. Die Anzahl der Pflanzen, welche Ähren bildeten, von der Anzahl, welche bei der letzten Abzählung teils von normalährigen (dicke Linie) teils von rosetten- und pyramidährigen (dünne Linie) festgestellt wurden, sind in Prozent ausgedrückt den Ordinaten entlang eingetragen. Schliesslich sind die Spaltungszahlen (n Normal : 1 Pyramidisch) für die verschiedenen Zählungstage durch eine besondere Kurve (punktirierte Linie) angegeben. Aus diesen Kurven geht hervor, dass die Abweichung bedeutend grösser am  $\frac{6}{7}$  als an den späteren Zählungstagen ist, d. h. der Ährenwuchs war in dieser Parzelle etwas früher bei den normalährigen als bei den anderen Ährentypen. Unter den frühesten Ährenbildungen waren also zu viel normale im Verhältnis zu den rosetten- und pyramidförmigen, während es an normalen später nur wenige gab. Ähnliche Resultate wurden bei noch zwei Parzellen festgestellt. Die Folge hiervon sollte somit die sein, dass in den Parzellen, wo alle Pflanzen Ähren bildeten, die Abweichung geringer wäre als in den Parzellen, wo ein gewisser Prozentsatz Pflanzen niemals die volle Entwicklung erreichte. In Tabelle VI sind die Parzellen nach dem Prozentsatz aufgeblühter Pflanzen geordnet. Zu oberst stehen die Parzellen, wo alle Pflanzen Ähren gebildet haben, und zu unterst die mit dem grössten Prozentsatz nicht aufgeblühter.

Wenn nun die Selektion darauf beruhte, dass die Spaltungszahlen nach der Zahl der blühenden Individuen verschoben würde, würde natürlicherweise die Abweichung in Parz. 6, welche zu unterst in Tab. VI steht, am grössten sein, weil dieselbe nicht weniger als 11,00 % nicht aufgeblühte Pflanzen aufweist, und am niedrigsten in den Parzellen 10, 11 und 12, wo alle Pflanzen Ähren gebildet hatten. Betrachtet man die letzte Kolonne in genannter Tabelle, so bekommt man nicht dieses Verhältnis, sondern die Abweichung scheint hier gar nicht im Zusammenhang mit den Blütenprozenten zu stehen. Eine verschiedene Blütezeit kann darum nicht die Selektion veranlassen.

Ich hatte stets bemerkt, dass die Samen sehr zu ungleicher Zeit keimten und dachte deshalb an die Möglichkeit, dass Pflanzen mit einem gewissen Ährentypus als Samen schneller keimen könnten als die anderen. Um zu ergründen, ob dies möglicherweise die Ursache der Selektion sein könnte, bepflanzte ich einige Parzellen, sodass die Pflanzen in der gleichen Reihenfolge gepflanzt wurden, wie die Sa-



men keimten. Dieser Versuch ergab auch ein vollkommen negatives Resultat, da z. B. die Anzahl der normalen bald zu gross, bald zu klein war bei den Pflanzen, deren Samen zuerst gekeimt hatten.

Eine andere Möglichkeit lag darin, dass die Samen sehr empfindlich gegen verschiedene Erdtiefen sind. Am besten keimen sie, wenn sie auf der Erdoberfläche liegen, d. h. die Samen sind »lichtkeimend«. Es wäre möglich, dass in dieser Beziehung Unterschiede vorkommen könnten. Deshalb wurden Samen teils von konstant normalährigen und teils von konstant pyramidährigen Pflanzen zum Keimen genommen. Von jeder Sorte wurden 100 Samen auf Filtrierpapier ins Licht gelegt und 100 im Dunkeln, aber sonst unter vollständig gleichen Verhältnissen untergebracht. Im Dunklen betrug die Keimung 0 % nach 43 Tagen, während im Hellen nach der gleichen Zeit die Keimungsprozente für normalährige 99 % und für pyramidische 98 % betrugen. Somit lagen keine Unterschiede in dieser Beziehung vor, welche die Selektion verursachen konnten.

Da es nicht glückte, der Ursache der Selektion auf die Spur zu kommen bei dem bereits vorliegenden Material, und da ich genügend Samen übrig hatte, wiederholte ich die  $F_3$ -Generation im nächsten Jahr. Zuerst war es nötig festzustellen, ob die Selektion vor oder nach der Keimung stattfand. Deshalb wählte ich einige Nummern aus, wo die Samen eine Keimfähigkeit von 100 % hatten. Innerhalb jeder Nummer wurden die Samen in Portionen von 100 Stück aufgeteilt, alle mit derselben Nummer, aber mit verschiedenen Buchstabenbezeichnungen. So sind z. B. die Samen der Parzellen 10 a, 10 b, 10 c, 10 d von derselben  $F_2$ -Pflanze genommen. Die Samen wurden darauf, ohne sie mit Erde zu bedecken, in kleine Holzkasten mit steriler Erde gesteckt, und zwar in jeden Kasten 100 Samen. Darauf wurden sie in ein Zimmer mit sehr hoher Feuchtigkeit und einer Temperatur von 30—35° C. gestellt. Hier keimten die Samen sehr schnell und gleichmässig. Die Zahl der Keimpflanzen wurde festgestellt und nur die Kasten wurden anerkannt, welche 98—100 Pflanzen enthielten. Nachdem der Samen auf diese Weise in genügender Anzahl gekeimt hatte, wurden die Kasten in Mistbeete gebracht. Hier wurden sie sorgfältig gepflegt, bei Bedarf begossen und am Tage reichlich der Luft ausgesetzt. Die Pflanzen waren schon ca. 1 cm gross, als ein stürmischer Tag in einigen Stunden in den meisten Kasten Massentod verursachte. Mein erster Gedanke war, den ganzen Versuch aufzustecken, aber als ich bemerkte, dass der Abgang in den Kasten so erfolgt war, dass nur vereinzelte Pflanzen hier und da

eingegangen waren, während dazwischen stehende keinen sichtbaren Schaden genommen hatten, liess ich sie doch stehen. Als die übrig gebliebenen Pflanzen die richtige Grösse erreicht hatten, wurden sie ins Freie umgepflanzt.

Ausser den erwähnten Nummern mit hoher Keimfähigkeit, war auch die Nummer, welche die schlechteste Keimung (76 %) ergeben hatte, auf ähnliche Weise ausgesetzt worden. Auf diese Weise wurden gegen 100 Kasten mit zusammen nahezu 10,000 Samen gesteckt.

Die Resultate sind in den Tabellen XIII, XIV, XV, XVI zusammengestellt. Die Parzellen sind nach der Individuenzahl in fallender Reihenfolge geordnet. Auch hatte ich, wie oben gesagt, anfangs 98—100 Keimpflanzen, ausser den in Tabelle XVI angeführten.

Die Parzelle 26 a, welche auch in der Tabelle XVI enthalten sein sollte, ist nicht mitaufgenommen worden. Sie enthielt 54 Pflanzen, alle mit normalen Ähren. Irgendein Fehler muss hier vorgekommen sein und ist diese Parzelle deshalb ausgeschlossen worden.

Was man zuerst feststellen kann, ist, dass die Selektion erst erfolgt, nachdem die Samen gekeimt und Pflanzen gebildet haben. Die drei obersten Parzellen in Tabelle XIII (22 a, 22 c, 14 c) haben jede 100 Pflanzen, d. h. dass alle Samen vollentwickelte Pflanzen gegeben haben. Die Spaltungen ergeben gewiss eine ganz nette Zahl, und die Abweichung fällt stets innerhalb des einfachen Mittelfehlers. Beim Zusammenzählen dieser drei Parzellen wurden auf 300 Individuen folgende Zahlen erhalten:

. Gefunden: 221 normale, 57 rosettenförmige, 22 pyramidische,

Berechnet:  $225 \pm 7,50$ ,  $56,25 \pm 6,76$ ,  $18,75 \pm 4,19$ .

somit sehr gute Spaltungszahlen, wo die Abweichungen innerhalb des einfachen mittleren Fehlers fallen.

Ganz anders fällt das Resultat aus, wenn man alle Parzellen zusammenzählt. Die Abweichung ist dann  $+ 4,64$  für die normalen —  $5,78$  für die rosettenförmigen und —  $1,00$  für die pyramidischen. Hieraus geht somit deutlich hervor, dass die Selektion hauptsächlich auf Pflanzen mit rosettenförmigen Ähren einwirkt. Dieser Typus müsste somit die gegen äussere ungünstige Einwirkungen am wenigsten widerstandskräftige Form sein. Dies zeigt sich auch bei Einzelprüfung der Parzellen in Tabelle XIII. Da alle oder die meisten Samen vollentwickelte Pflanzen bildeten, folglich in den Parzellen, welche sich zu oberst in der Tabelle (beispielweise die 12 ersten) befinden, fällt die Abweichung für die rosettenförmigen ebenso gut wie für die normalen und pyramidährigen ungefähr gleich oft auf die

TABELLE XIII.

Parz. No.	Anz. Ind.	Gefunden			Theoretisch 12 Normalen : 3 Rosettenf. : 1 Pyramidisch								
		Normalen	Rosettenförmig	Pyramidisch	Normalen	m <sub>abs</sub>	D/m	Rosettenförmig	m <sub>abs</sub>	D/m	Pyramidisch	m <sub>abs</sub>	D/m
22 a	100	72	21	7	75,00	± 4,33	- 0,69	18,75	± 3,90	+ 0,58	6,25	± 2,42	+ 0,31
22 e	—	78	16	6	—	± —	+ 0,69	—	± —	- 0,71	—	± —	- 0,10
14 c	—	71	20	9	—	± —	- 0,92	—	± —	+ 0,32	—	± —	+ 1,14
20 b	98	70	20	8	73,50	± 4,29	- 0,82	18,38	± 3,86	+ 0,42	6,13	± 2,39	+ 0,78
24 g	97	77	13	7	72,75	± 4,26	+ 1,00	18,19	± 3,84	- 1,35	6,06	± 2,38	+ 0,39
24 e	96	75	15	6	72,00	± 4,24	+ 0,71	18,00	± 3,82	- 0,79	6,00	± 2,37	± 0,00
23 d	95	73	18	4	71,28	± 4,22	+ 0,41	17,82	± 3,80	+ 0,05	5,94	± 2,36	- 0,82
23 a	—	79	8	8	—	± —	+ 1,83	—	± —	- 2,58	—	± —	+ 0,87
24 d	—	71	17	7	—	± —	- 0,07	—	± —	- 0,22	—	± —	+ 0,50
14 a	—	75	16	4	—	± —	+ 0,88	—	± —	- 0,48	—	± —	- 0,82
22 b	93	71	19	3	69,75	± 4,18	+ 0,90	17,44	± 3,76	+ 0,36	5,81	± 2,33	- 1,21
14 d	92	64	21	7	69,00	± 4,15	- 1,20	17,25	± 3,74	+ 1,00	5,75	± 2,32	+ 0,54
21 c	91	74	11	6	68,25	± 4,13	+ 1,39	17,06	± 3,72	- 1,63	5,69	± 2,31	+ 0,13
24 c	90	73	14	3	67,50	± 4,11	+ 1,34	16,87	± 3,70	- 0,78	5,63	± 2,30	- 1,14
29 a	89	69	15	5	66,75	± 4,09	+ 0,55	16,69	± 3,68	- 0,46	5,56	± 2,28	- 0,25
23 b	86	67	15	4	64,50	± 4,02	+ 0,62	16,12	± 3,62	- 0,31	5,38	± 2,24	- 0,62
24 l	84	62	17	5	63,00	± 3,97	- 0,25	15,75	± 3,58	+ 0,35	5,25	± 2,22	- 0,11
24 n	83	70	5	8	62,25	± 3,94	+ 1,97	15,56	± 3,56	- 2,96	5,19	± 2,21	+ 1,27
20 a	81	62	12	7	60,75	± 3,90	+ 0,32	15,19	± 3,51	- 0,91	5,06	± 2,18	+ 0,89
21 i	77	60	12	5	57,75	± 3,80	+ 0,59	14,44	± 3,43	- 0,71	4,81	± 2,12	+ 0,69
21 a	69	63	3	3	51,75	± 3,60	+ 3,13	12,94	± 3,24	- 3,07	4,31	± 2,01	- 0,65
23 e	67	50	10	7	50,25	± 3,54	- 0,07	12,56	± 3,19	- 0,80	4,19	± 1,98	+ 1,42
20 d	—	60	5	2	—	± —	+ 2,75	—	± —	- 2,37	—	± —	- 1,11
22 c	63	60	1	2	47,25	± 3,44	+ 3,74	11,81	± 3,10	- 3,49	3,94	± 1,92	- 1,01
21 b	61	45	11	5	45,75	± 3,38	- 0,22	11,44	± 3,05	- 0,14	3,81	± 1,89	+ 0,63
24 m	—	52	5	4	—	± —	+ 1,85	—	± —	- 2,11	—	± —	+ 0,10
22 f	60	40	11	9	45,00	± 3,35	+ 1,49	11,25	± 3,02	- 0,08	3,75	± 1,88	+ 2,79
29 c	58	51	6	1	43,50	± 3,30	+ 2,73	10,87	± 2,97	- 1,64	3,63	± 1,84	- 1,43
24 k	54	49	3	2	40,50	± 3,18	+ 2,67	10,12	± 2,87	- 2,48	3,38	± 1,79	- 0,77
24 f	53	40	10	3	39,75	± 3,15	+ 0,08	9,94	± 2,84	+ 0,02	3,31	± 1,77	- 0,18
24 j	47	39	2	6	35,25	± 2,97	+ 1,26	8,81	± 2,68	- 2,54	2,94	± 1,66	+ 1,84
23 f	45	41	2	2	33,75	± 2,90	+ 2,50	8,44	± 2,62	- 2,46	2,81	± 1,62	- 0,50
14 b	41	28	7	6	30,75	± 2,77	- 0,99	7,69	± 2,50	- 0,28	2,56	± 1,55	+ 2,22
24 a	—	35	1	5	—	± —	+ 1,53	—	± —	- 2,68	—	± —	+ 1,57
23 c	38	30	6	2	28,50	± 2,67	+ 0,56	7,12	± 2,41	- 0,46	2,38	± 1,49	- 0,26
20 f	30	25	4	1	22,50	± 2,37	+ 1,05	5,62	± 2,14	- 0,76	1,88	± 1,33	- 0,66
20 c	29	24	3	2	21,75	± 2,33	+ 0,97	5,44	± 2,10	- 1,16	1,81	± 1,30	+ 0,15
29 b	25	20	2	3	18,75	± 2,17	+ 0,58	4,69	± 1,95	- 1,38	1,56	± 1,21	+ 0,19
24 h	24	17	5	2	18,00	± 2,12	- 0,47	4,50	± 1,91	+ 0,26	1,50	± 1,19	+ 0,42
20 e	18	15	2	1	13,50	± 1,84	+ 0,82	3,37	± 1,66	- 0,82	1,13	± 1,03	- 0,13
Sic 2788 2197 404 187					2091,00	± 22,84	- 4,74	522,75	± 20,61	- 5,78	174,25	± 12,78	- 1,00



TABELLE XIV.

Parz. No.	Anz. Ind.	Gefunden		Theoretisch		mabs	D/m
		Normalen	Rosetten- förmig	3 Norma- len	1 Rosetten- förmig		
18 h	100	77	23	75,00	25,00	$\pm 4,33$	$+ 0,46$
15 a	99	72	27	74,25	24,75	$\pm 4,31$	$- 0,55$
18 a	94	61	30	70,50	23,50	$\pm 4,20$	$- 1,55$
30 a	92	70	22	69,00	23,00	$\pm 4,15$	$+ 0,24$
18 f	90	70	20	67,50	22,50	$\pm 4,11$	$+ 0,58$
18 e	84	65	19	63,00	21,00	$\pm 3,97$	$+ 0,54$
10 d	78	70	8	58,50	19,50	$\pm 3,82$	$+ 2,98$
18 c	71	55	16	53,25	17,75	$\pm 3,65$	$+ 0,48$
18 d	64	54	10	48,00	16,00	$\pm 3,46$	$+ 1,73$
15 b	62	47	15	46,50	15,20	$\pm 3,41$	$+ 0,15$
18 b	—	50	12	—	—	$\pm —$	$+ 1,02$
10 b	58	45	13	43,50	14,50	$\pm 3,30$	$+ 0,45$
10 c	57	50	7	42,75	14,25	$\pm 3,27$	$+ 2,22$
10 d	26	23	3	19,50	6,50	$\pm 2,21$	$+ 1,58$
Summe	1037	812	225	777,75	259,25	$\pm 13,94$	$+ 2,46$

TABELLE XV.

Parz. No.	Anz. Ind.	Gefunden		Theoretisch		mabs	D/m
		Normalen	Pyrami- disch	3 Norma- len	1 Pyrami- disch		
27 c	86	64	22	64,50	21,50	$\pm 4,02$	$- 0,12$
16 d	85	68	17	63,75	21,25	$\pm 3,99$	$+ 1,07$
28 a	83	65	18	62,25	20,75	$\pm 3,94$	$+ 0,70$
16 e	78	61	17	58,50	19,50	$\pm 3,82$	$+ 0,65$
28 b	76	57	19	57,00	19,00	$\pm 3,77$	$\pm 0,00$
27 b	72	48	24	54,00	18,00	$\pm 3,67$	$- 1,63$
28 c	72	57	15	—	—	$\pm —$	$+ 0,82$
27 a	68	50	18	51,00	17,00	$\pm 3,57$	$- 0,28$
16 c	65	53	12	48,75	16,25	$\pm 3,49$	$+ 1,22$
17 b	51	35	16	38,25	12,75	$\pm 3,09$	$- 1,05$
17 a	36	32	4	27,00	9,00	$\pm 2,60$	$+ 1,92$
16 b	29	22	7	21,75	7,25	$\pm 2,33$	$+ 0,11$
16 a	20	15	5	15,00	5,00	$\pm 1,94$	$\pm 0,00$
Summe	821	627	194	615,75	205,25	$\pm 12,41$	$+ 0,91$

TABELLE XVI.

Parz. No.	Anz. Ind.	Gefunden		Theoretisch		m <sub>abs</sub>	D/m
		Norm.	Rosettf.	3 Norm.	1 Rosettf.		
26 b	72	58	14	54,00	18,00	± 3,67	+ 1,09
26 c	74	54	20	55,50	18,50	± 3,72	— 0,40
26 d	76	60	16	57,00	19,00	± 3,77	+ 0,80
26 e	72	53	19	54,00	18,00	± 3,67	— 0,27
Summe	294	225	69	220,50	73,50	± 7,42	+ 0,61

Plus- wie auf die Minus-Seite. Hier hat somit keine Selektion stattgefunden. Aber je weiter man auf der Tabelle heruntergeht, desto seltener wird die Plus-Abweichung für die rosettenförmigen, während eine Zunahme zum Vorteil der normalen stattfindet. Die pyramidförmigen weisen über die ganze Tabelle eine etwa gleichmässige Verteilung der Plus- und Minus-Abweichungen auf.

Die verschiedenen Typen finden sich wie folgt vor:

normale 30 +, 10 —, rosettenförmige 9 +, 31 —, pyramidförmige 21 +, 18 —, 1 ± 0.

Es sollte somit scheinen, als ob ausschliesslich die rosettenförmigen von der Selektion betroffen sind. Dies ist indessen nicht richtig. Wenn dies richtig wäre, würden die 31 — 9 = 22 Minus-Abweichungen zwischen den normalen und den pyramidförmigen gleich verteilt sein. Nun ist indessen eine zu grosse Individuenanzahl hauptsächlich auf die normalen entfallen, was beweist, dass auch die pyramidförmigen von der Selektion betroffen werden, obgleich in bedeutend geringerem Grade als die rosettenförmigen.

Tabelle XIV, in welcher die Parzellen mit einer Spaltung in 3 normale : 1 rosettenförmige zusammengestellt sind, bestätigt die oben abgegebene Erklärung. Die Abweichung bei den rosettenförmigen steht ständig auf der Minus-Seite, sobald ein Teil der Pflanzen eingegangen ist.

Tabelle XV zeigt, dass, obgleich eine grosse Anzahl Pflanzen auf sämtlichen Parzellen einging, die Spaltung trotzdem eine gute blieb. Hier scheint keine Selektion stattgefunden zu haben.

Es wäre interessant gewesen zu sehen, wie das Resultat im Bestand mit Spaltung 3 rosettenförmig : 1 pyramidisch unter den gleichen Umständen ausgefallen wäre, aber leider hatte ich keine solche.

Schliesslich möchte ich einige Worte über Tabelle XVI erwähnen.

Die in dieser aufgenommenen Parzellen waren aus Samen mit ziemlich niedriger Keimfähigkeit (76 %) gezogen. Sie waren wie die übrigen in Holzkasten ausgesät und nach der Keimung in Mistbeete gebracht worden. Die Parzellen haben ungefähr die gleiche Anzahl Individuen wie die gekeimten Samen betrug, da die Kasten später in die Mistbeete gebracht wurden, wodurch sie dem oben geschilderten Absterben entgingen. In dieser Tabelle verhält sich die Spaltung vollständig normal. Die Abweichung fällt beim Zusammenzählen der vier Parzellen innerhalb des einfachen mittleren Fehlers. Dies beweist deutlich, dass erst bei den jungen Pflanzen die Selektion eingreift, während eine schlechte Keimfähigkeit bei den Samen nicht auf die Spaltungszahl einwirkt.

Um genetisch die erhaltenen Spaltungszahlen zu erklären, muss ausser dem vorher angenommenen Normalfaktor  $N$ , welcher die Ährenverzweigung unterdrückt, noch ein Normalfaktor  $B$  angenommen werden, der die Bracteen verhindert zu wirklichen Blättern sich zu entwickeln. Weiter kommt ein dritter Faktor  $C$  hypostatisch zu  $B$  vor, welcher, wenn  $B$  fehlt, die Ährenspindel verkürzt, sodass die Ähre rosettenförmig wird. Beim Fehlen von  $B$  und  $C$  werden die Ähren pyramidenförmig.

Laut dieser Annahme muss somit bei der Kreuzung Verzweigt  $\times$  Normal  $B$  bei beiden Eltern anwesend und bei beiden homozygotisch gewesen sein. Auf die gleiche Weise muss man annehmen, dass  $N$  bei der Kreuzung Pyramidisch  $\times$  Normal zugegen gewesen ist. Bei dieser Kreuzung muss  $B$  bei dem Vater homozygotisch vorhanden gewesen sein, da es nicht bei der pyramidischen Pflanze vorkam, welche ♀ war und keine pyramidenförmige in der  $F_1$ -Generation ausspaltete. Auch  $C$  war beim Vater homozygotisch vorhanden, was die in  $F_2$  erhaltenen Resultate beweisen.

In  $F_2$  der Kreuzung Pyramidisch  $\times$  Normal kommen somit folgende Genotypen vor, welche alle ausserdem  $N$  homozygotisch enthalten:

$BBCC$ ,  $BBCc$  und  $BBcc$  konstant normalährig,

$BbCC$  normalährig, Nachkommen spaltet in 3 normale : 1 rosettenförmig,

$Bbcc$  normalährig, Nachkommen spaltet in 3 normale : 1 pyramidisch,

$BbCc$  normalährig, Nachkommen spaltet in 12 normale : 3 rosettenförmige : 1 pyramidisch,

$bbCC$  konstant rosettenförmig,



*bbCc* rosettenförmig, Nachkommen spaltet in 3 rosettenförmige : 1 pyramidisch,

*bbcc* konstant pyramidisch.

Ausser den bis jetzt behandelten Typen trat in einem Teil Parzellen, der im Beginn der Abhandlung beschriebene Typus 5 (Fig. 7.) auf, welchen ich Umbellatum nenne. Dieser kam in der  $F_3$ -Generation in den Parzellen vor, welche in 12 normale : 3 rosettenförmige : 1 pyramidisch und in 3 rosettenförmige : 1 pyramidisch spalteten. Da das Auftreten desselben sehr unregelmässig war, ist er nicht in den vorhergehenden Tabellen mit aufgenommen. Drei isolierte Individuen gaben folgende Nachkommenschaft:

Parz. 3	8 rosettenförmig,	8 umbellatum,	4 pyramidisch,
» 4 a	4	» 10	» 10
» 4 b	11	» 10	» 8
» 5	13	» 6	» 5

Summe: 36 rosettenförmig, 34 umbellatum, 27 pyramidisch.

Wenn man rosettenförmig und umbellatum zusammenzählt, erhält man die Spaltung 70 : 27 (erwartet für eine Spaltung 3 : 1 ergibt  $72,75 : 24,25 \pm 4,26$ ), somit eine ausgezeichnete 3 : 1 Spaltung. Da Umbellatum nur in den Parzellen auftritt, wo *C* sich heterozygotisch vorfindet, muss man annehmen, dass Umbellatum die Formel *bbCc* hat. Es müsste somit Heterozygot zwischen rosettenförmig und pyramidisch sein. Die Spaltung müsste somit in den oben angegebenen Parzellen 1 rosettenförmig : 2 umbellatum : 1 pyramidisch gewesen sein. Nun sind ja die Zahlen ziemlich klein, aber die Übereinstimmung müsste trotzdem bedeutend besser gewesen sein, da rosettenförmig und umbellatum im Verhältnis zu pyramidisch eine hübsche 3 : 1 Spaltung ergeben. Wahrscheinlich kann umbellatum in recht hohem Grade modifiziert und dann rosettenförmig werden. In dieser Richtung sind jedoch fortgesetzte Versuche erforderlich, ehe das Verhältnis als vollständig bewiesen angegeben werden kann.

In der Literatur finden sich nur ein paar Angaben über die Erbliehkeitsverhältnisse der hier behandelten Typen. So bildet HUGO DE VRIES in »Die Mutationstheorie« (Bd. II, S. 527, Fig. 96 a und b) zwei Ähren ab, welche er *Plantago major rosea* mit »gedrungener« und »gestreckter Form der Ähre« nennt, welche wahrscheinlich mit meinen rosettenförmigen und pyramidischen identisch sind. Er nennt diese beiden Typen im Text zu den Abbildungen »eine bracteomane Mittel-

rasse», ohne darauf einzugehen, wie sich dies verhält, sondern er sagt nur: »Für Verbänderungen und Zwängdrehungen kennt man die betreffende constante Rasse aber nicht, ebenso wenig für . . . Bracteo- manie . . . und zahlreiche andere im Laufe unserer Besprechungen gelegentlich erwähnte Mittelrassen«. In Bd. I, S. 433 sagt er, dass *Pl. major rosea* eine »samenbeständige Mittelrasse« ist. Was DE VRIES als normal bezeichnet, sagt er niemals. Vermutlich ist es dieselbe Form, die ich normal nenne. Anormal ist *Pl. major rosea* identisch mit meinen rosetten- und pyramidährigen. Wenn man nun *Pl. m. rosea* als Mittelrasse annimmt, sollten die Nachkommen stets einen bestimmten Prozentsatz beider Formen liefern, denn »die beiden antagonistischen Eigenschaften normal und anormal halten sich ungefähr das Gleichgewicht« (Bd. I, S. 424). Dass dies aber nicht richtig ist, habe ich ja schon bewiesen.

Ein russischer Mathematiker A. MININ fand 1904 in der Nähe von Moskau ein Exemplar, welches nach den Abbildungen und Beschreibungen als vollständig identisch mit meinem pyramidährigen Typus anzusehen ist. Von dieser Pflanze erntete er Samen. Über das Resultat der Saat sagt er in deutscher Übersetzung: »Die Saat dieser Samen gab Pflanzen eben solcher Art wie diejenigen, von denen ich die Samen gesammelt habe. Dasselbe Resultat gaben auch die nachfolgenden Saaten, und jetzt habe ich schon Pflanzen von der vierten Saat, die ebenso typisch sind wie die mütterliche Pflanze«. Dieses Resultat habe ich als richtig bestätigt. Er sagt nichts von Isolation, hat aber solche sicher auch nicht ausgeführt. Vermutlich war sein Stammindividuum *NNbbcc* wie nachher selbstbefruchtend und erzeugte daher konstant pyramidährige Nachkommen. Irgendwelche Kreuzungen hat er nicht ausgeführt. Er vermutet, dass die Pflanze eine Mutation war. Darüber, wie sich dies verhält, ist es natürlich unmöglich, mit Bestimmtheit etwas zu sagen. Man kann vielleicht annehmen, dass sowohl MININS wie meine pyramidförmige Ausgangspflanze als Verlustmutation aus einer normalährigen mit der Formel *NNBBcc* entstanden ist. Es müsste dabei erst ein Individuum *NNBBcc* entstanden sein, welches nach Selbstbefruchtung *NNbbcc* ausgespaltet hat, denn es ist wohl kaum möglich anzunehmen, dass *NNBBcc* oder noch weniger *NNBBCC* beide *B* und *C* auf einmal verloren haben sollten.

Schliesslich möchte ich nur erwähnen, dass Typus 6, »kriechend« genannt, nach der Isolierung eine konstant »kriechende« Nachkommenschaft hervorbrachte, und somit gezeigt ist, dass dieser Typus mit

dem normalen nicht genotypisch identisch ist. Die rotblättrige Form »rubra« habe ich mit »grün« pyramidisch und grün rosettenförmig gekreuzt.  $F_1$  ergab das Resultat, dass rotblättrig über grünblättrig dominierte. In  $F_2$  verhält sich diese Kreuzung eigentümlich, aber darauf werde ich später, wenn die Untersuchungen beendet sind, zurückkommen.

### SUMMARY.

Two crosses with different types of spikes have been analyzed.

I. Branched  $\times$  normal ( $nnBB \times NNBB$ ) gave a monohybrid segregation in  $F_2$ , branched being recessive.

The modification of the branched type was the most characteristic in this cross. The modification sometimes went so far that genotypically segregating families were not to be distinguished phenotypically from the normally spiked type.

II. Pyramid  $\times$  normal ( $NNbbcc \times NNBBCC$ ) gave a dihybrid segregation in  $F_2$ : 12 normals : 3 rosettes : 1 pyramid, showing that normal dominates the rosettes and the pyramids, and the rosettes the pyramids. It also shows that  $B$  is epistatic to  $C$ .

$N$  is supposed to be a factor prohibiting the branching of the spike.

$B$  is a factor which prohibits the bracts from developing into leaves.

$C$  is a factor which, when  $B$  is absent, shortens the spindle of the spike and produces rosetted spikes.

It is to be noted that the rosette-spiked type is less vital during unfavourable weather conditions.

### ZITIERTE LITERATUR.

1. JOHANNSEN, W. Elemente der exakten Erblchkeitslehre, 2 Aufl. Jena 1913.
2. MININ, A. Zur Frage über das Entstehen der Pflanzen, welche von der Normalform abweichen, Moskau 1910 (russisch).
3. DE VRIES, HUGO. Die Mutationstheorie, Bd. I u. II. Leipzig 1901—03.



# BEITRÄGE ZU EINER GENETISCHEN ANALYSE ZWEIER *GODETIA*-ARTEN UND IHRER BASTARDE

VON HANS RASMUSON

HILLESHÖG, LANDSKRONA

(With a summary in English)

IM Sommer 1917 habe ich Versuche mit den beiden *Godetia*-Arten *Whitneyi* und *amoena* angefangen mit der Absicht, erstens durch Kreuzung verschiedener Varietäten derselben Art eine vollständige genetische Analyse dieser beiden Arten auszuführen, und zweitens durch Kreuzungen zwischen den beiden Arten festzustellen, ob diese Artbastarde in  $F_2$  spalten und, wenn dies der Fall ist, ob sie nach denselben Gesetzen wie die Varietätenbastarde spalten. Da die Gattung *Godetia* mit *Oenothera* nahe verwandt ist, würde es von besonderem Interesse sein festzustellen, ob in jener Gattung ähnliche komplizierte Verhältnisse wie in dieser vorliegen. Mit Arten der verwandten Gattung *Clarkia* habe ich gleichzeitig genetische Versuche angefangen, über die ich schon eine kurze Mitteilung (RASMUSON 1920 b) veröffentlicht habe. Die oben genannten Aufgaben sind natürlich noch nicht völlig gelöst, dazu ist noch viel mehr Zeit nötig, da aber schon viele Resultate vorliegen, finde ich es zweckmässig, diese jetzt zu veröffentlichen. Eine kurze Zusammenfassung einiger Resultate ist schon früher (RASMUSON 1919) mitgeteilt worden.

Die Ausführung und Bearbeitung der Versuche haben seit 1919 sehr darunter gelitten, dass ich im Frühjahr dieses Jahres als Folge der Grippe (»spanischen Krankheit«) schwer krank wurde und deswegen die Beobachtungen nicht in der Masse ausführen konnte, wie ich ursprünglich die Absicht hatte. Glücklicherweise hatte ich das meiste Samenmaterial schon früher ausgesät und auch die meisten Keimpflanzen pikiert. Die übrigen wurden von meinen Freunden den Weibullsholmer Genetikern N. HERIBERT-NILSSON, C. HALLQVIST und C. HAMMARLUND pikiert, und ich möchte ihnen dafür hier meinen herzlichen Dank sagen. Auch danke ich herzlich dem Stud. NILS CHRISTOFFERSSON, der mir bei den Messungen und Zählungen geholfen hat. Dass es mir möglich wurde die Versuche in so grossem Massstabe,

wie es nötig war, auszuführen, verdanke ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Direktörs in der Schwedischen Zuckerfabriken A.-G. H. TRANCHELL, der mir ein Stück Ackerboden zur Verfügung gestellt hat, und spreche ich ihm dafür meinen ergebensten Dank aus.

### MATERIAL UND METHODIK.

Das Material für meine Kreuzungen habe ich aus Samen gezogen, die ich von „Trädgårdsföreningen“, Gothenburg, und H. Mette, Quedlinburg, bezogen hatte. Es bestand aus zahlreichen Varietäten der beiden Arten *G. Whitneyi* T. MOORE und *G. amoena* LILJA. Besonders jene Art zeigte grosse Variabilität, während diese in meinem Material nur wenige Typen umfasste. Zu dieser Art gehören auch (Index Kewensis) die zuweilen (LILJA 1839) als besondere Arten aufgenommenen Formen *Lindleyana* SPACH und *rubicunda* LINDLEY. Ausser den Varietäten dieser beiden Arten habe ich eine Form (1917—17—6) benutzt, die als *amoena* angegeben wurde, aber diese Art sicher nicht gehörte, da sie in mehreren bedeutenden Eigenschaften von ihr abwich, z. B. in den ungestielten Früchten (JEPSON 1901) und darin, dass sie mit *Whitneyi*-Formen völlig fertile  $F_1$ -Bastarde gab, während die  $F_1$ -Bastarde von *Whitneyi* und *amoena* in meinen Versuchen alle fast völlig steril waren. Sie stand der Art *Whitneyi* ziemlich nahe, wich aber auch von dieser in einigen Merkmalen ab und wäre nach dem Schema in der Flora von JEPSON an die Art *quadrivulnera* zu führen. Diese Art scheint aber *Whitneyi*, welche in der betreffenden Flora nicht vorkommt, ziemlich ähnlich zu sein, besonders darin, dass sie auch stark variabel ist und in der Blütenfarbe mehrere ähnliche Formen umfasst, sie soll aber einen lockeren Blütenstand haben, während dieser bei *Whitneyi* wenigstens oben mehr oder weniger dicht ist. Ich möchte aber hier nicht näher auf diese rein systematische Fragen eingehen, da ich hoffe später in einer anderen Arbeit dies tun zu können. Für diese genetische Untersuchung genügt es, dass die in meinen Versuchen zu Kreuzungen zwischen *Whitneyi* und *amoena* benutzten Pflanzen sicher auch verschiedenen Arten gehörten, was auch aus der Sterilität der  $F_1$ -Bastarde hervorgeht, dass also hier mit Sicherheit Artbastarde gebildet wurden.

Bei der Ausführung der Versuche habe ich alle übliche Vorsichtsmassnahmen getroffen. Bei der Bestäubung habe ich immer die Staubfäden mit einer Pinzette abgerissen und die Antheren direkt auf die Narbe gerieben. Nach jeder Bestäubung wurde die Pinzette, um auf

ihr möglicherweise festsitzende Pollenkörner zu töten, in Alkohol eingetaucht. Die Samen wurden in den ersten Jahren in Erde in Keimchalen, später aber grösstenteils auf Filtrierpapier in Petrischalen gesät (vergl. den Abschnitt Keimungsversuche). Die Keimpflanzen in den Petrischalen wurden, wenn sie eine genügende Grösse erreichten, in Erde in kleine Holzkasten in solcher Entfernung gepflanzt, dass sie später ebenso wie die in ähnlicher Weise pikierten Keimpflanzen aus den Keimchalen mit einem Stückchen festsitzender Erde in das Versuchsfeld ausgepflanzt werden konnten. In dieser Weise gelang diese Auspflanzung sehr gut, und nur sehr wenig Pflanzen gingen dabei ein.

Bei der Bezeichnung der Pflanzen habe ich immer in meinen genetischen Versuchen eine bestimmte Methode benutzt, die ich auch hier bei *Godetia* verwendet habe. Jede Kreuzung wird nämlich mit einer römischen Ziffer bezeichnet. Die verschiedenen  $F_1$ -Pflanzen bekommen diese Ziffer nebst einer arabischen, z. B. X—1, X—2 u. s. w. Eine  $F_2$ -Pflanze bekommt die Bezeichnung der entsprechenden  $F_1$ -Pflanze nebst einer neuen Ziffer, also z. B. X—1—1, X—1—2 u. s. w. In dieser Weise ist es immer möglich die Verwandtschaft und Abstammung einer Pflanze, die aus einer Kreuzung stammt, zu erkennen. Andere Pflanzen habe ich bei *Godetia* meistens mit der Jahreszahl, der Nummer der Parzelle und der Nummer der Pflanze selbst bezeichnet, z. B. 1917—20—5 = die Pflanze 5 in der Parzelle 20 des Jahres 1917. Solche Pflanzen, bei denen nur Messungen ausgeführt wurden, wurden meistens mit einem Buchstaben an Stelle der Nummer der Pflanze selbst bezeichnet. Auch war dies der Fall bei einigen *P*-Pflanzen, die aus einer andern Aussaat stammten als die übrigen derselben Sorte, z. B. 1917—26—a.

In dieser Arbeit habe ich bei Spaltungszahlen, die grösser als 50 sind, fast immer den mittleren Fehler nach den von JOHANNSEN (1913, S. 41, 91, 97 u. 515) angegebenen Formeln und Methoden berechnet. Bei Zahlen kleiner als 50 habe ich dies meistens unterlassen, weil es mir hier ziemlich nutzlos erschien.

### KEIMUNGSVERSUCHE.

In den beiden ersten Versuchsjahren habe ich die Samen in Erde in Keimchalen gesät. Im Jahre 1918 bekam ich aber in den Nachkommenschaften einiger geselbsteten *amoena*-Pflanzen in bezug auf einen Farbencharakter (den später näher erwähnten »Querfleck«) Spaltungen, die vom Verhältnis 3 : 1 stark abwichen und bei mehr als



100 Pflanzen das Verhältnis 1,5 : 1 zeigten. Da aus den schönen Untersuchungen über *Oenothera* von REXNER (1917) hervorgeht, dass komplizierte Zahlenverhältnisse durch die fehlende Lebensfähigkeit von Samen bestimmter Genotypen zustande kommen können, kam ich auf den Gedanken, dass bei *Godetia* ähnliche Verhältnisse vorliegen könnten, da *Godetia* mit *Oenothera* verwandt ist. Das Verhältnis 1,5 : 1 hätte ja dadurch zustande kommen können, dass die Samen, die den Querspleck homozygotisch tragen, nicht oder wenig keimfähig seien, und dass überhaupt Samen mit der Anlage für diesen Fleck weniger keimfähig seien als diejenigen ohne diesen. Man müsste dann erwarten, dass Pflanzen mit diesem Charakter einen geringeren Prozent keimfähiger Samen geben würden als diejenigen, die diesen Charakter nicht besaßen. Ich habe deswegen im Frühjahr 1919 einige Samen verschiedener *amoena*-Pflanzen mit oder ohne den Querspleck in Petrischalen, die im Inneren mit Filtrierpapier, das immer feucht gehalten wurde, überzogen waren, ausgesät. Diese wurden bei Zimmertemperatur (etwa 14—19° C.) aufbewahrt, nachdem ich durch Versuche bei sowohl dieser Temperatur als auch in einem Thermostaten bei + 30° C. konstatiert hatte, dass jene Temperatur die beste war. So keimten z. B. in einem Versuche bei Zimmertemperatur 64,6 % der Samen, während im Thermostaten nur 25 % keimten. Das Resultat der Keimungen von den verschiedenen *amoena*-Samen war, dass von drei Pflanzen mit dem Querspleck die zwei einen höheren Keimprozent (85,1 und 87,5, Mittel von drei bzw. zwei Versuchen) hatten und nur eine einen niedrigeren (65,3, Mittel von drei Versuchen) als die Pflanze ohne den Querspleck (73,0, Mittel von zwei Versuchen) und dass alle drei Pflanzen mit dem Querspleck zusammen einen höheren Prozent gekeimter Samen als diese gaben. Die Samen der Pflanzen mit dem Querspleck keimen also wenigstens so gut wie die Samen der Pflanzen ohne diesen. Die Verschiebung des Verhältnisses kann also nicht dadurch zustande gekommen sein, dass die Samen, die den Querspleck genotypisch besitzen, eine geringere Keimfähigkeit als die übrigen besitzen. Bei den Pflanzen dieser Versuche war auch das Verhältnis dem theoretischen 3 : 1 viel näher als im vorigen und kann diesem sehr wohl entsprechen. In einigen Parzellen war die Abweichung sogar in der entgegengesetzten Richtung. Die Abweichung kann dieses Jahr (1919) als nur vom Zufall bedingt betrachtet werden.

Da die Samen 1919 in Petrischalen, 1918 dagegen in Erde gesät wurden, ist es sehr wohl möglich, dass in Erde eine Selektion stattfinden kann, so dass die Samen mit der Anlage für den Querspleck

schlechter aufgehen als die übrigen. Dies braucht aber nicht durch eine schlechtere Keimfähigkeit dieser Samen sondern kann auch durch eine geringere Resistenz der ganz kleinen Keimpflanzen verursacht worden sein. Um festzustellen, ob in Erde eine grössere Zahl der Keimpflanzen eliminiert werden als in Petrischalen, habe ich deswegen 1920 viele Samensorten sowohl in Erde als auch in Petrischalen und andere nur in Petrischalen oder nur in Erde keimen lassen. Das Resultat geht aus den Tabellen 1—3 hervor.

Beim Vergleich der beiden Tabellen 1 und 2 sieht man sofort, dass in Petrischalen ein viel grösserer Teil der Samen gesunde Keimpflanzen gibt als in Erde, nämlich von *Whitneyi* 78,6 % und von *amoena* 82 %, in Erde dagegen nur 53,2 bzw. 35,7. Wenn man die überhaupt *gekeimten* Samen in Petrischalen berücksichtigt, ist der Unterschied noch grösser (81,1 und 85,6 bzw. 53,2 und 35,7), mir scheint es aber richtiger, nur die Zahl derjenigen Keimpflanzen, die pikiert werden konnten, mit der in Erde erhaltenen Zahl zu vergleichen. Da die in diesen Tabellen mitgenommenen Samensorten entweder nur in Erde oder nur in Petrischalen keimten, sind die Zahlen nicht ganz vergleichbar, da aber die in der einen Tabelle vorkommenden Sorten oft mit den in der anderen vorkommenden nahe verwandt waren, glaube ich nicht, dass darin eine Ursache des Unterschieds liegen kann. Ein prinzipieller Unterschied zwischen den beiden Arten *Whitneyi* und *amoena* ist in dieser Sache nicht vorhanden. Schon aus diesen beiden Tabellen kann man also den Schluss ziehen, dass beim Aussäen der Samen in Erde ein viel kleinerer Teil lebensfähige Keimpflanzen gibt als beim Aussäen in Petrischalen, dass also in Erde eine viel schärfere Selektion stattfinden muss.

Dieser Schluss wird durch die Tabelle 3 als völlig richtig bewiesen. Diese enthält die Sorten, von denen einige Samen in Erde und später andere in Petrischalen gesät wurden. Der Unterschied ist sehr deutlich, 61,1 % pikierete Pflanzen und 74,2 % gekeimte Samen in Petrischalen, nur 23,6 % Keimpflanzen in Erde. Da beim Aussäen in Petrischalen, das immer später als in Erde geschah, oft nur wenige Samen noch vorhanden waren, konnten zuweilen nicht genug gute Samen in die Petrischalen ausgelegt werden, sondern auch solche mussten mitgenommen werden, die etwas schlecht aussahen. Deswegen müsste man eigentlich erwarten, wenigstens bei einigen Sorten, in Erde verhältnismässig mehr Keimpflanzen als in Petrischalen zu erhalten. Dies war tatsächlich der Fall bei der Pflanze III—4—10, wo in Erde 27,5 % und in Petrischalen nur 4 % Keimpflanzen er-

TABELLE 1. Keimung der in Erde gesäten Samensorten 1920.

Samen-Sorte	Gesät	Zahl der Samen	Zahl der Keimpflanzen	
			absolute	% der Samen
<i>Whitneyi</i>				
II—4—1 .....	$25/3$	30	16	53,3
II—4—8 .....	»	40	7	17,5
III—2—2 .....	$11/3$	40	23	57,5
» —3 .....	»	40	31	77,5
» —6 .....	$14/3$	40	24	60,0
» —7 .....	»	40	21	52,5
» —8 .....	»	35	26	74,3
» —10 .....	»	20	17	85,0
» —12 .....	»	40	27	67,5
III—4—3 .....	$6/3$	40	26	65,0
» —5 .....	»	40	24	60,0
» —9 .....	»	40	26	65,0
» —19 .....	$11/3$	40	31	77,5
» —20 .....	»	40	30	75,0
» —21 .....	»	25	0	0,0
III—6—1 .....	$6/3$	30	18	60,0
» —3 .....	»	50	24	48,0
» —4 .....	$16/3$	40	20	50,0
» —7 .....	$23/3$	40	36	90,0
III—28—1 .....	$16/3$	40	25	62,5
» —2 .....	»	40	1	2,5
V—1—4 .....	$23/3$	40	28	70,0
» —10 .....	»	40	30	75,0
» —11 .....	$5/4$	40	29	72,5
» —12 .....	»	40	20	50,0
» —13 .....	»	40	30	75,0
VI—2—1 .....	»	40	30	75,0
» —2 .....	»	40	25	62,5
» —3 .....	»	40	33	82,5
» —4 .....	»	40	36	90,0
X—2—3 .....	$27/4$	15	2	13,3
» —4 .....	»	25	18	72,0
» —5 .....	»	20	13	65,0
» —6 .....	»	16	8	50,0
» —7 .....	»	40	32	80,0
» —8 .....	»	40	40	100,0
X—2—2 × X—2—6 .....	»	40	16	40,0
X—2—3 × X—2—6 .....	»	13	9	69,2
X—2—4 × X—2—6 .....	»	40	12	30,0



Samen-Sorte	Gesät	Zahl der Samen	Zahl der Keimpflanzen	
			absolute	% der Samen
II—1.....	$10/4$	100	18	18,0
IV—2 .....	»	100	27	27,0
V—20 .....	»	100	17	17,0
X—5 .....	»	100	8	8,0
XI—9 .....	»	100	16	16,0
XV—1 .....	»	90	26	28,9
XVII—1 .....	»	100	22	22,0
XX—2 .....	»	100	22	22,0
VIII—1 .....	$12/5$	60	36	60,0
» —2 .....	»	60	35	58,3
» —4 .....	»	50	6	12,0
Mittel	—	—	—	53,2
<i>Amoena</i>				
IX—27—4 × IX—27—5 ...	$27/4$	50	6	12,0
IX—30 .....	$16/4$	100	48	48,0
» —31 .....	»	100	47	47,0
Mittel	—	—	—	35,7

TABELLE 2. Keimung der in Petrischalen gesäten Samensorten 1920.

Samen-Sorte	Gesät	Zahl der Samen	Zahl der Keime		Pikierte Pflanzen	
			absolute	% der Samen	absolute Zahl	% der Samen
<i>Whitneyi</i>						
III—2—9.....	18/2	37	9	24,3	4	10,8
III—4—6.....	»	50	47	94,0	40	80,0
» —7.....	»	50	0	0,0	0	0,0
III—6—2.....	»	34	34	100,0	34	100,0
XIV—30—1.....	7/3	40	40	100,0	40	100,0
» —2.....	9/3	39	31	79,5	30	76,9
» —3.....	7/3	40	34	85,0	34	85,0
» —5.....	15/3	25	20	80,0	20	80,0
» —6.....	9/3	20	16	80,0	16	80,0
» —8.....	»	30	28	93,3	28	93,3
» —9.....	21/3	40	40	100,0	40	100,0
» —10 .....	»	39	36	92,3	36	92,3
» —11 .....	»	20	19	95,0	19	95,0
» —12 .....	»	20	14	70,0	11	55,0
» —13 .....	»	25	25	100,0	25	100,0

Samen-Sorte	Gesät	Zahl der Samen	Zahl der Keime		Pikierte Pflanzen	
			absolute	% der Samen	absolute Zahl	% der Samen
XXIV—2 .....	21 3	100	93	93,0	90	90,0
XXV—1 .....	"	100	91	91,0	91	91,0
" 2 .....	"	40	27	67,5	14	35,0
VI—1 .....	"	60	48	80,0	48	80,0
III—j .....	21 4	100	95	95,0	90	90,0
XIV—1 .....	"	100	73	73,0	63	63,0
XIV—30 .....	16 5	50	46	92,0	45	90,0
III—2 .....	"	70	70	100,0	70	100,0
1918—36—3 .....	"	20	18	90,0	18	90,0
XXIV .....	"	20	19	95,0	19	95,0
1918—38—12 .....	"	20	8	40,0	5	25,0
XXV .....	"	7	7	100,0	7	100,0
III .....	12 5	20	19	95,0	19	95,0
IV .....	"	10	10	100,0	10	100,0
V .....	"	20	12	60,0	12	60,0
VII .....	21 4	25	23	92,0	23	92,0
VIII .....	22 5	20	18	90,0	18	90,0
X .....	"	20	18	90,0	18	90,0
XI .....	12 5	20	17	85,0	17	85,0
XIV .....	8 4	20	19	95,0	19	95,0
XVII .....	12 5	20	18	90,0	18	90,0
XX .....	22 5	20	18	90,0	18	90,0
1917—1—5 .....	16 5	15	0	0,0	0	0,0
1917—1—7 .....	"	20	11	55,0	11	55,0
1917—5—4 .....	"	20	20	100,0	20	100,0
1917—8—6 .....	"	6	5	83,3	5	83,3
1917—13—5 .....	"	15	7	46,7	7	46,7
1917—20—5 .....	8 4	20	18	90,0	18	90,0
1917—26—a .....	22 5	20	18	90,0	18	90,0
1917—32—a .....	8 4	20	19	95,0	18	90,0
1917—35—1 .....	22 5	20	15	75,0	15	75,0
Mittel				81,1		78,6
<i>Amoena</i>						
IX—1—2 .....	11 4	100	98	98,0	95	95,0
" 3 .....	"	100	97	97,0	96	96,0
" 4 .....	"	100	96	96,0	95	95,0
" 11 .....	21 4	100	100	100,0	99	99,0
" 13 .....	"	100	44	44,0	30	30,0
" 14 .....	"	100	50	50,0	41	41,0
IX .....	22 5	20	20	100,0	20	100,0
1917—30—a .....	8 4	20	20	100,0	20	100,0
Mittel				85,6		82,0

TABELLE 3. *Keimung der sowohl in Erde als auch in Petrischalen gesäten Samensorten.*

Samen-Sorte	In Erde gesäte Samen				In Petrischalen gesäte Samen					
	Gesät	Zahl der Samen	Zahl der Keime		Gesät	Zahl der Samen	Zahl der Keime		Pikierte Pflanzen	
			absolute Zahl	% der Samen			absolute Zahl	% der Samen	absolute Zahl	% der Samen
<i>Whitneyi</i>										
III—2—1 ...	$\frac{23}{3}$	40	12	30,0	$\frac{29}{4}$	30	29	96,7	29	96,7
» —13...	$\frac{14}{3}$	25	2	8,0	»	40	29	72,5	18	45,0
III—4—1 ...	$\frac{6}{3}$	40	15	37,5	$\frac{5}{5}$	25	20	80,0	20	80,0
» —10...	»	40	11	27,5	»	25	1	4,0	1	4,0
» —11...	»	40	15	37,5	$\frac{8}{5}$	25	22	88,0	22	88,0
» —12...	»	40	2	5,0	»	40	21	52,5	17	42,5
» —14...	$\frac{11}{3}$	25	0	0,0	$\frac{9}{5}$	12	2	16,7	0	0,0
» —15...	»	40	14	35,0	»	20	19	95,0	14	70,0
» —16...	»	40	19	47,5	»	20	17	85,0	0	0,0
» —17...	»	40	9	22,5	»	30	21	70,0	19	63,3
» —18...	»	40	5	12,5	»	30	19	63,3	17	56,7
III—28—3...	$\frac{16}{3}$	40	9	22,5	»	30	30	100,0	25	83,3
V—1—1 .....	$\frac{23}{3}$	40	7	17,5	$\frac{11}{5}$	30	29	96,7	29	96,7
» —5 .....	»	40	6	15,0	»	30	24	80,0	24	80,0*
» —6 .....	»	40	17	42,5	»	20	20	100,0	17	85,0
» —7 .....	»	40	7	17,5	»	30	26	86,7	26	86,7
Mittel	—	—	—	23,6	—	—	—	74,2	—	61,1

halten wurden. Auch bei der Pflanze III—4—16 war dies der Fall, da hier in Erde 47,5 %, in Petrischalen 0 % lebensfähige Keimpflanzen erhalten wurden. Hier *keimten* aber in den Petrischalen nicht weniger als 85 %, alle Keimpflanzen starben aber vor dem Pikieren ab. Hier ist deswegen die Möglichkeit vorhanden, dass besondere äussere Verhältnisse, z. B. irgendeine Infektion, den Unterschied verursacht haben können. In allen übrigen Sorten war aber der Prozent von Keimpflanzen beträchtlich höher in den Petrischalen als in Erde. *Es ist also ganz gewiss, dass, wenn Godetia-Samen in Petrischalen auf feuchtem Filtrierpapier keimen, sie einen viel höheren Prozentsatz lebensstaunder Keimpflanzen geben, als wenn sie in Erde in Keimschalen keimen dürfen.*

Diese Tatsache scheint mir von grosser Bedeutung zu sein. Wenn in Erde ein so grosser Teil der Samen wie in den Tabellen 1 und 3 (46,8 und 64,3 bzw. 76,4 %) keine Keimpflanzen gibt, ist es sehr



wohl möglich, dass, wenn in einer Samenprobe verschiedene Genotypen vorkommen, die einen kleinen Unterschied in der Resistenz gegen ungünstige Verhältnisse bei der Keimung zeigen, durch Selektion eine merkbare Verschiebung des Zahlenverhältnisses zwischen diesen Genotypen bei den erwachsenen Pflanzen entstehen kann. Eine solche kam möglicherweise in meinem oben erwähnten *amoena*-Material im Jahre 1918 vor. Vielleicht waren auch einige andere solche Abweichungen vom theoretischen Verhältnis, die im Jahre 1919 vorkamen und auf die ich später näher eingehen werde, durch eine ähnliche Selektion entstanden. In letztem Jahre (1920) habe ich viele Samenproben, die von Pflanzen stammten, die selbst oder deren Verwandten solche Abweichungen gezeigt hatten, und ausserdem mehrere andere Sorten in Petrischalen keimen lassen, um die Wirkungen einer Selektion möglichst zu vermeiden. Leider war es mir aus Zeitmangel nicht möglich alle Sorten in dieser Weise zu behandeln. *Ich halte es aber für absolut notwendig bei genetischen Versuchen, sobald von den gewöhnlichen abweichende Zahlenverhältnisse vorkommen, die Samen bei möglichst günstigen äusseren Umständen keimen zu lassen und jedenfalls immer den Prozent gekeimter Samen festzustellen.* Wenn dies nicht getan worden ist, ist es ganz nutzlos auf Grund der abweichenden Zahlenverhältnisse besondere Theorien aufzubauen.

## I. VARIETÄTENKREUZUNGEN.

### A. VERSUCHE MIT *G. WHITNEYI*.

#### BLÜTENFARBE.

In bezug auf die Blütenfarbe kommen viele verschiedene Typen von *G. Whitneyi* vor. Die Farben sind aber alle, nur Weiss und Gelb ausgenommen, verschiedene Nuancen von Violett und sind deswegen schwer zu beschreiben und bezeichnen. Ich habe darum alle Typen, nur Weiss ausgenommen, auf einer farbigen Tafel wiedergegeben, und eine ausführliche Beschreibung ist auf diese Weise unnötig geworden. Bei der Bezeichnung habe ich die mehr roten statt rotviolett nur rot, die mehr blauen violett, die mehr in der Mitte stehenden rosa, rosa-violett oder rotviolett genannt. Ich gebe hier ein Verzeichnis der in meinen Versuchen vorkommenden Farbentypen mit Hinweis auf die entsprechenden Figuren der farbigen Tafel.

1) *Weiss*. Die Blüten sind rein weiss, können aber beim Älterwerden etwas rötlich gefärbt werden.

2) *Rosa* (Taf. I, Fig. 3). Die Farbe kann bei diesem Typus zuweilen sehr schwach sein.

3) *Schwachviolett* (Taf. I, Fig. 1, 2). Die Farbe ist mehr blau als beim vorigen Typus aber auch oft sehr schwach, jedoch meistens stärker als die Figuren zeigen.

4) *Violett* (Taf. I, Fig. 4). Die Farbe ist hier stärker als beim vorigen Typus aber sonst von ziemlich ähnlicher Nuance. Die Mitte des Kronenblattes ist meistens heller, und oft ist das Pigment streifenweise verteilt.

5) *Rotviolett* (Taf. I, Fig. 6). Diese Form ist mehr rot als die vorige, ähnelt ihr aber in der Verteilung des Pigments.

6) *Rosaviolett* (Taf. I, Fig. 5). Die Farbe ist schwächer als beim vorigen Typus, sonst aber ziemlich ähnlich.

7) *Rot*. Die ganze Fläche des Kronenblattes ist rot, nur die Basis ist weiss. Von diesem Typus kommen drei verschiedene Nuancen vor, die aber oft schwer zu unterscheiden sind. Sie werden besonders bei der Kreuzung III behandelt und dort *hellrot* (Taf. I, Fig. 9), *violettrot* (Taf. I, Fig. 7) und *dunkelrot* (Taf. I, Fig. 8) genannt.

8) *Rot, Seitenränder hell*. Während der vorige Typus nur ganz unten heller ist, sind hier die Seitenränder meistens bis zum Aussenrande hell. Der Typus variiert ziemlich stark in der Breite der hellen Ränder, und auch kommt es vor, dass sie den Aussenrand nicht erreichen, wodurch Übergänge zum vorigen Typus entstehen. Auch hier kommen verschiedene, wenigstens zwei, Nuancen vor, die sich hier auch in der Farbe der Seitenränder, die entweder weiss oder mehr oder weniger schwach violett sein können (Taf. I, Fig. 10, 11, 12), unterscheiden. Die der dunkelroten entsprechende Form habe ich aber nicht mit Sicherheit beobachtet.

9) *Kleinfleckig* (Taf. I, Fig. 15). Auf weissem bis violetterm Grunde kommt ein sehr kleiner Fleck von roter Farbe vor. Dieser Fleck kann in Grösse auch bei ein und derselben Pflanze variieren und fehlt zuweilen einigen Blüten, während er bei anderen vorhanden ist. Fast immer ist der Fleck in der Mitte mehr oder weniger eingeschnürt und oft geteilt, so dass er doppelt wird.

10) *Mit Fleck mittlerer Grösse* (Taf. I, Fig. 13). Diese Form ähnelt der vorigen, nur ist der Fleck grösser, obgleich er auch hier in Grösse variiert. Meistens ist er nicht doppelt, obgleich er auch hier in der Mitte eingeschnürt sein kann.

11) *Grossfleckig* (Taf. I, Fig. 14). Dieser Typus unterscheidet sich von dem vorigen dadurch, dass der Fleck noch grösser, obgleich

in ähnlicher Weise variabel ist. Nur selten erreicht er den Rand des Kronenblattes, wie die Fig. zeigt, sondern er ist fast immer davon durch einen deutlichen hellen Streifen getrennt. Diese drei gefleckten Typen können zuweilen nicht voneinander abgegrenzt werden, da sie ineinander übergehen.

12) *Mit schwachem Fleck* (Taf. I, Fig. 2, 3). Der Fleck ist hier sehr schwach, oft nur bei genauer Untersuchung sichtbar und kann zuweilen einzelnen Blüten einer Pflanze fehlen, obgleich er bei anderen vorhanden ist.

13) *Gelb* (Taf. I, Fig. 17, 18, 19). Die Blüte ist im äusseren Teil der Seitenränder mehr oder weniger gelb, die Farbe sonst kann aber einem der vorigen Typen, nur rot ausgenommen, entsprechen. Dieser Typus ist sehr variabel. Einerseits kann das ganze Blatt stark gelb und dann auch in der Form stark beeinflusst, andererseits können bei ein und derselben Pflanze nur einige Blüten etwas Gelb haben, während andere anscheinend gar kein Gelb besitzen. Da die gelbe Farbe mit fast allen anderen vereint sein kann, haben wir hier anscheinend eine Parallele zu den gelben Formen von *Antirrhinum* (BAUR, 1910, 1919).

Da ich in einer früheren Mitteilung (RASMUSON 1919) einige Typen in anderer Weise bezeichnet habe, stelle ich hier diese Bezeichnungen mit den entsprechenden neuen zusammen: lila 1919 = violett; schwach lila 1919 = schwachviolett; rot, Basis hell 1919 = rot; rot, Basis und Seitenränder hell 1919 = rot, Seitenränder hell.

Da das Material stark heterozygotisch war, wie man ja erwarten konnte, da es aus gekauften Samen stammte und die Godetien Insektenblütler sind, kamen in den Kreuzungen meistens schon in  $F_1$  Spaltungen vor, und dadurch wurden in  $F_2$  derselben Kreuzung sehr verschiedene Spaltungen erhalten. Ich gebe deswegen im folgenden zuerst eine Beschreibung der verschiedenen Kreuzungen und dann eine Übersicht der Gene.

Weiss  $\times$  violett, Kreuzung XI, 1917—20—5  $\times$  1917—13—5.

Von den beiden  $P$ -Pflanzen stammte die eine, 1917—20—5, aus der Sorte Perl und war rein weiss. Bei Selbstbestäubung gab sie eine Nachkommenschaft, die aus nur weissen Pflanzen (etwa 30) bestand. Die andere  $P$ -Pflanze stammte aus der Sorte Cattleya und war violett. Ihre Nachkommen waren alle 20 violett, eine besass aber gelbe Aussenränder.

Die  $F_1$ -Generation bestand aus 14 Individuen, die alle violett wa-



ren. Es dominierte also violett über weiss. Nach zwei  $F_1$ -Pflanzen wurden  $F_2$ -Generationen erzogen und zwar die nach XI—2 im Jahre 1919, die nach XI—9 im Jahre 1920. Das Resultat zeigt die Tabelle 4.

TABELLE 4.  $F_2$  nach XI—2 und XI—9.

$F_1$ -Pflanze	Gefunden		Berechnet		Abweichung	Mittlerer Fehler
	violett	weiss	violett	weiss		
XI—2 .....	112	34	109,5	36,5	2,5	—
XI—9 .....	8	2	7,5	2,5	0,5	—
Summe	120	36	117,0	39,0	3,0	$\pm 5,408$

Aus dieser Tabelle geht hervor, dass die Spaltung monohybrid war. Es war also nur ein Gen daran beteiligt. Dieses Gen war aber nicht ein Gen, das allein violett bewirkt, sondern die Verhältnisse sind etwas komplizierter, wie aus späteren Kreuzungen hervorgeht. Der violette Typus kommt durch das Zusammenwirken zweier Gene zustande, nämlich das Gen *B* oder das Gen *C*, das allein schwachviolette bzw. rosa Farbe bewirkt, und das Gen *D*, das allein keine sichtbare Wirkung hat, mit *B* oder *C* dagegen violette Farbe bewirkt. Wie aus anderen Kreuzungen (XIV, Arikreuzungen) hervorgeht, besass die weisse *P*-Pflanze das Gen *D* und zwar homozygotisch, da sie mit schwachvioletten bzw. rosafarbigten Pflanzen nur violette  $F_1$ -Pflanzen gab. Beide *P*-Pflanzen waren also *DD*, die weisse war ausserdem *bbcc*, die violette *BBcc* oder *bbCC*. Welches von den Genen *B* oder *C* vorhanden war, konnte hier, da *D* bei allen Pflanzen vorkam, nicht festgestellt werden. Das Gen, das an der Spaltung beteiligt war, war aber *B* oder *C*.

*Rot*  $\times$  *violett*, Kreuzung II, 1917—5—4  $\times$  1917—13—a.

Die *P*-Pflanze 1917—5—4 wurde aus Samen der Sorte gloriosa gezogen und war rot. Bei Selbstbestäubung gab sie eine Nachkommenchaft von 69 Pflanzen, von denen 53 rot und 16 rot gefleckt waren. Die roten waren von zwei Nuancen, und bei den gefleckten war die Grundfarbe auch von zwei Typen, schwachviolett und rosa. Die beiden roten Nuancen waren deswegen wahrscheinlich dadurch verursacht, dass auch bei ihnen entweder schwachviolett oder rosa vorhanden war. Die Spaltung in rote und gefleckte, die monohybrid erscheint (berechnet 51,75 : 17,25  $\pm$  3,597), zeigt, dass rot über gefleckt dominiert und dass die *P*-Pflanze in einem Gen für rote Farbe, *E*, he-

terozygotisch war. Dass auch die Grundfarbe spaltete zeigt, dass sie auch in bezug auf ein Gen für schwachviolette Farbe, *B*, heterozygotisch war.

Die zweite *P*-Pflanze, 1917—13—a, stammte aus Samen der Sorte *Cattleya*, war violett und hatte nur violette (etwa 30) Nachkommen.

Die *F*<sub>1</sub>-Generation zeigte Spaltung in zwei Typen, rot und gefleckt. Es dominierte also sowohl rot als auch gefleckt über violett. Von jenem Typus waren 5 Pflanzen vorhanden, von diesem 11. Diese Zahlen scheinen dem theoretischen Verhältnis 1 : 1 zu entsprechen, das aus den Resultaten der Selbstbestäubung von 1917—5—4 zu erwarten war. Die gefleckten Pflanzen waren vermutlich alle violett, obgleich es schwer sein kann, bei gefleckten Individuen festzustellen, ob violette oder schwachviolette Farbe vorliegt.

Von dieser Kreuzung habe ich drei *F*<sub>2</sub>-Generationen erzogen. Die eine nach der gefleckten *F*<sub>1</sub>-Pflanze II—4 gab das Resultat, das in der Tabelle 5 gezeigt wird.

TABELLE 5. *F*<sub>2</sub> nach II—4.

F a r b e	Gefunden	Berechnet	Abweichung	Mittlerer Fehler
violett, gefleckt .....	29	29,8125	— 0,8125	± 3,612
rosa, gefleckt .....	10	9,9375	+ 0,0625	± 2,841
violett .....	13	9,9375	+ 3,0625	± 2,841
rosa .....	1	3,3125	— 2,3125	± 1,762
gefleckt .....	39	39,75	— 0,75	± 3,152
nicht gefleckt .....	14	13,25	+ 0,75	
violett .....	42	39,75	+ 2,25	± 3,152
rosa .....	11	13,25	— 2,25	

Die Spaltung in gefleckte und nicht gefleckte war also deutlich monohybrid, und dasselbe war der Fall mit der Spaltung in violette und rosa. In beiden Fällen war die Abweichung von den theoretischen Zahlen kleiner als der mittlere Fehler. Das Gen für den gefleckten Typus nenne ich *G*, und sein Allelomorph *g*. Unter den fleckigen waren aber wenigstens zwei, wenn nicht alle drei Typen vorhanden. Bei einer späteren Zählung, als schon mehrere Pflanzen verblüht waren, fand ich 21 grossfleckige und 8 mit kleinem oder mittelgrossen Fleck, also fast das Verhältnis 3 : 1 (berechnet 21,75 und 7,25). Wahrscheinlich war hier noch ein Gen, *H*, vorhanden, das mit *G* zusammen

den Typus grossfleckig gibt, allein aber keine sichtbare Wirkung hat. Der kleinfleckige Typus entspricht vermutlich dem Formel  $Gg$ , ist also heterozygotisch. Das Gen für violette Farbe ist das schon erwähnte Gen  $D$ , das Gen für rosa nenne ich  $C$  und sein Allelomorph  $c$ .

Wenn sowohl die Grundfarbe (violette oder rosa) als die Fleckzeichnung berücksichtigt werden, ist, wie aus der Tabelle 5 hervorgeht, die Spaltung dihybrid. Auch dann stimmen die gefundenen Zahlen mit den nach dem Verhältnis  $9 : 3 : 3 : 1$  berechneten gut überein. Wir können also den Schluss ziehen, dass die Gene  $D$  und  $G$  wenigstens ziemlich unabhängig von einander vererbt werden. Da unter den grossfleckigen bei der späteren Zählung 17 violett und 4 rosa, unter den übrigen gefleckten 7 violett und 1 rosa waren, werden auch die Gene  $D$  und  $H$  ziemlich unabhängig von einander vererbt.

Nach drei  $F_2$ -Pflanzen bekam ich  $F_3$ -Generationen. Die rosafarbige, gefleckte Pflanze II—4—1 hatte 15 rosa, gefleckte Nachkommen, die violette II—4—5 9 violette und eine andere violette, II—4—8. 5 violette Nachkommen.

Von zwei roten  $F_1$ -Pflanzen habe ich die  $F_2$ -Generation erzogen, und das Resultat wird in der Tabelle 6 mitgeteilt.

TABELLE 6.  $F_2$  nach II—1 und II—25.

$F_1$ -Pflanze	Gefunden		Berechnet		Abweichung	Mittlerer Fehler
	rot	violett	rot	violett		
II—1 .....	13	4	12,75	4,25	0,25	—
II—25.....	66	16	61,50	20,50	4,50	—
Summe	79	20	74,25	24,75	4,75	$\pm 4,308$

Die Spaltung war hier nur in zwei Typen und deutlich monohybrid, da die Abweichung der gefundenen von den theoretischen Zahlen nicht viel grösser als der mittlere Fehler war. Eigentlich würde man aber hier eine Ausspaltung von fleckigen Individuen erwartet haben, denn nach der Nachkommenschaft der roten  $P$ -Pflanze müsste man, wie oben erwähnt, glauben, dass diese die Konstitution  $EeGG$  hätte. Dies kann aber nicht richtig sein, sondern sie wird  $EeGg$  gewesen sein, denn sonst hätten fleckige Pflanzen in  $F_2$  nach II—1 und II—25 auftreten müssen. Dann sollten aber bei der Selbstbestäubung von 1917—5—4 auch etwa 4 (genau  $4,3125 \pm 2,011$ ) rein violette oder rosa Pflanzen aufgetreten sein. Zwar ist die Abweichung von dieser



Erwartung kaum mehr als zweimal den mittleren Fehler und hätte also nur zufällig sein können. Man würde aber dann auch erwartet haben, dass von den 16  $F_1$ -Pflanzen wenigstens einige (theoretisch 4) ohne sowohl  $E$  als  $G$  und also rein violett gewesen sein würden und dass von den beiden selbstbefruchteten roten  $F_1$ -Pflanzen die eine das Gen  $G$  gehabt hätte, obgleich auch hier das Fehlen des erwarteten Typus hätte zufällig sein können. Dass aber in allen Fällen eine ganz ähnliche Abweichung vorkommt, kann aber nur dadurch erklärt werden, dass hier eine Koppelung vorliegt. Wenn nämlich eine Koppelung zwischen  $E$  und  $g$  vorhanden ist, würde dies die sämtlichen Tatsachen erklären. Dann würde die  $P$ -Pflanze 1917—5—4 ausschliesslich oder hauptsächlich, je nach dem Grade der Koppelung, Gameten  $Eg$  und  $eG$  bilden. Die  $F_1$ -Pflanzen würden dann entweder  $Eegg$ , rot, in rote und nichtrote, ungeflechte spaltend, oder  $eeGg$ , gefleckt, in gefleckte und ungeflechte, nichtrote spaltend werden. Es könnte aber auch eine starke Koppelung zwischen  $E$  und  $G$  vorhanden sein, und die  $P$ -Pflanze 1917—5—4 würde dann  $EeGG$  gewesen sein. Auch dann würde die  $F_1$ -Generation in rote und gefleckte und, da die roten  $F_1$ -Pflanzen hauptsächlich oder ausschliesslich Gameten  $EG$  und  $eg$  bilden würden, die Nachkommenschaft solcher  $F_1$ -Pflanzen nur in rote und violette (bezw. rosa) spalten. Welche Erklärung die richtige ist, kann nur durch grössere Zahlen entschieden werden. Prinzipiell bedeuten ja beide Erklärungen dasselbe, nämlich dass die beiden allelomorphen Paare  $E—e$  und  $G—g$  in demselben Chromosomenpaare liegen. Je nachdem  $E$  und  $g$  oder  $E$  und  $G$  in demselben Chromosom liegen, kommt Koppelung zwischen  $E$  und  $g$  oder zwischen  $E$  und  $G$  zustande. Da bei partieller Koppelung immer sowohl  $Eg$ - als  $EG$ -Gameten, obgleich in verschiedenem Verhältnis je nach der Koppelung, gebildet werden, müssen dann auch beide Arten von Koppelung vorkommen können, da bei der Verbindung  $EEgg \times eeGG$   $E$  und  $g$ , bei der Verbindung  $EEGG \times eegg$  dagegen  $E$  und  $G$  gekoppelt werden, wie dies schon von BATESON und PUNNETT (1911—12) gezeigt worden ist. Wir können also hier mit Sicherheit nur behaupten, dass die allelomorphen Paare  $E—e$  und  $G—g$  in demselben Chromosomenpaare lokalisiert sind, da wir wohl die schönen Resultate der *Drosophila*-Forschung (MORGAN, STURTEVANT, MULLER und BRIDGES 1915) in dieser Weise verallgemeinern dürfen, obwohl bis jetzt kein so genau cytologisch und genetisch untersuchtes Pflanzenmaterial vorhanden ist.

Eigentlich würde man in  $F_2$  nach den roten  $F_1$ -Pflanzen auch eine Ausspaltung von schwachvioletten oder rosafarbigem Individuen er-

wartet haben. Das Fehlen solcher Formen kann aber entweder durch die kleine Zahl oder durch die Schwierigkeit, die zuweilen vorhanden ist, violette und schwachviolette Pflanzen mit Sicherheit von einander zu unterscheiden, erklärt werden.

*Rot*  $\times$  *rot*, *Seitenränder hell*, Kreuzung IV, 1917—8—6  $\times$  1917—1—7.

Die *P*-Pflanze 1917—8—6 stammte angeblich aus Samen der Sorte Lady Satin Rose, hatte aber nicht gelbe Spitzen wie diese Sorte nach der Beschreibung im Samenverzeichnis haben sollte. Die Nachkommenschaft bestand aus 13 Pflanzen, die alle rot waren, und diese *P*-Pflanze wird also homozygotisch rot (*EE*) gewesen sein. Die Pollenpflanze 1917—1—7 stammte aus einer unbenannten Samenprobe und hatte eine Nachkommenschaft aus 23 Pflanzen, von denen 19 rot, Seitenränder hell und 4 schwachviolett bis weisslich mit kleinem roten Fleck waren. Diese Zahlen entsprechen dem theoretischen Verhältnis 3 : 1, und die Pflanze war also in einem Gen heterozygotisch, in welchem wird weiter unten erklärt werden.

Die *F*<sub>1</sub>-Generation bestand aus etwa 40 Pflanzen, die alle rot, Seitenränder hell waren. Dieser Typus dominiert also über rot. Eine *F*<sub>2</sub>-Generation nach der *F*<sub>1</sub>-Pflanze IV—2 wurde erzogen und zwar ein Teil 1919, ein anderer Teil 1920. Das Resultat zeigt die folgende Tabelle 7.

TABELLE 7. *F*<sub>2</sub> nach IV—2.

<i>F</i> <sub>1</sub> -Pflanze	Gefunden		Berechnet		Abweichung	Mittlerer Fehler
	rot, Seitenränder hell	rot	rot, Seitenränder hell	rot		
IV—2, 1919 .....	52	13	48,75	16,25	3,25	—
» , 1920 .....	20	6	19,50	6,50	0,50	—
Summe	72	19	68,25	22,75	3,75	$\pm 4,131$

Die Spaltung ist deutlich monohybrid, und die Abweichung von den theoretischen Zahlen ist kleiner als der mittlere Fehler. Der Unterschied wurde also durch ein einziges Gen verursacht, das ich *F* nenne. Dieses Gen muss in der *P*-Pflanze 1917—1—7 homozygotisch vorhanden gewesen sein, da alle *F*<sub>1</sub>-Pflanzen gleich waren. Jedoch muss diese Pflanze in einem Gen, das für die Ausbildung ihres Farbentypus notwendig ist, heterozygotisch gewesen sein, denn sonst

würde man bei der Selbstbestäubung dieser Pflanze nicht fleckige Individuen bekommen haben. Die Tatsachen werden durch die Annahme erklärt, dass das Gen *E* vorhanden sein muss, damit das Gen *F* eine sichtbare Wirkung erziele. Die Pflanze 1917—1—7 hatte demnach die Konstitution *EeFF*, die Pflanze 1917—8—6 war *EEff*. Die  $F_1$ -Pflanzen wurden *EEFf* oder *EeFf*. Unter den Nachkommen der  $F_1$ -Pflanzen letzterer Konstitution würden auch fleckige Individuen auftreten, ich habe aber nur die Nachkommen einer einzigen  $F_1$ -Pflanze erzogen, und diese war sicher *EEFf*. Dass diese Erklärung die richtige ist, wird durch die Resultate der folgenden Kreuzung X bewiesen.

*Weiss*  $\times$  *rot*, *Seitenränder hell*, Kreuzung X, 1917—20—5  $\times$  1917—1—5.

Die weisse *P*-Pflanze war dieselbe, die bei der Kreuzung XI benutzt wurde. Die Pollenpflanze stammte aus derselben Samenprobe wie die Pollenpflanze der vorigen Kreuzung IV und gab bei Selbstbestäubung 20 Pflanzen, die rot, Seitenränder hell, und 7, die rot waren. Die Spaltung war also monohybrid (theoretische Zahlen 20,25 und 6,75), und die Pollenpflanze muss also *EEFf* gewesen sein. Der Typus rot, Seitenränder hell war etwas variabel, so dass möglicherweise die Heterozygoten die hellen Seitenränder weniger ausgeprägt hatten. 12 Pflanzen hatten nämlich nur die untere Hälfte der Seitenränder hell, während bei 8 die ganzen Seitenränder hell waren:

Die  $F_1$ -Pflanzen waren alle violett oder rotviolett, anscheinend mit grossem roten Fleck, der aber nicht wie gewöhnlich gegen die Grundfarbe scharf abgesetzt sondern in sie allmählich übergehend war. Deswegen waren sie vermutlich richtiger als rot, Seitenränder hell oder rot, welche beide Typen in gleicher Zahl zu erwarten waren, zu bezeichnen, und dass bei einigen die genotypische Konstitution dem erstgenannten Typus entsprach, geht aus der  $F_2$ -Generation hervor. Anscheinend war aber bei der Heterozygotie der beiden Gene *E* und *F* die Verbreitung des roten Pigments beschränkt worden, also war unvollständige Dominanz vorhanden. Eine solche ist aber nicht immer vorhanden, wenn *E* und *F* heterozygotisch sind, wie aus anderen Kreuzungen hervorgeht (III). Es scheint aber bei Kreuzungen mit der weissen Rasse der Fall zu sein, da auch bei einer Artkreuzung (I), wo eine weisse *Whitney*-Pflanze, die von 1917—20—5 abstammte, benutzt wurde, dieselbe Erscheinung vorkam. Wir werden deswegen annehmen müssen, dass in der weissen Pflanze 1917—20—5



ein Gen vorhanden war, das die Wirkung der Gene *E* und *F* im Heterozygotenstadium schwächt.

Eine  $F_2$ -Generation wurde nach der  $F_1$ -Pflanze X—5 erzogen, die aber nur aus 7 Pflanzen bestand, die alle vom Typus rot, Seitenränder hell (bei 5 violett, bei 2 weiss) waren.

Eine andere  $F_2$ -Generation wurde nach der  $F_1$ -Pflanze X—2 erzogen und bestand aus 49 Pflanzen. Von diesen waren 26 rot, Seitenränder hell, obgleich die rote Farbe bei vielen auch hier nach aussen allmählich heller wurde. Es war aber unmöglich die Pflanzen in zwei Klassen aufzuteilen, da kontinuierliche Übergänge zwischen Pflanzen vom ausgeprägten Typus rot, Seitenränder hell und solchen, die nach aussen ganz hell und die also anscheinend gefleckt waren, vorhanden waren. Vielleicht waren die hellsten Pflanzen Heterozygoten *EeFf* wie die  $F_1$ -Pflanzen. Ausserdem kamen 3 Pflanzen vor, die als phänotypisch gefleckt bezeichnet werden müssen. Ob, sie Extreme desselben Typus wie die übrigen waren oder einem besonderen Genotypus entsprechen, kann ich jetzt nicht entscheiden, da es mir nicht gelang Samen von ihnen zu bekommen. Ich führe sie in der Tabelle 8 mit den roten, Seitenränder hell zusammen.

TABELLE 8.  $F_2$  nach X—2.

F a r b e	Gefunden	Berechnet nach 9 : 3 : 4	Abweichung	Mittlerer Fehler
rot, Seitenränder hell ...	29	27,5625	+ 1,4375	± 3,473
rot.....	8	9,1875	— 1,1875	± 2,732
hell(rotviolett und weiss)	12	12,25	— 0,25	± 3,031

Von den übrigen 20  $F_2$ -Pflanzen waren 8 rot, 8 rotviolett und 4 weiss. Das Verhältnis zwischen rotvioletten und weissen entsprach dem theoretischen 3 : 1 (berechnet 9 : 3). In der Tabelle 8 habe ich sie als »helle« in eine Gruppe zusammengeführt. Dann erhält man das theoretische Verhältnis 9 rot, Seitenränder hell : 3 rot : 4 hell. Die gefundenen Zahlen stimmen sehr gut mit den nach diesem Verhältnis berechneten überein, da die Abweichung in keinem Falle so gross wie der mittlere Fehler ist. Möglicherweise waren aber einzelne genotypisch rote Individuen unter den als rot, Seitenränder hell bezeichneten vorhanden, da ja in  $F_1$  auch die zu erwartenden roten Pflanzen gefleckt erschienen, und dadurch würde die Abweichung dieser Typen vielleicht kleiner oder sogar entgegengesetzt werden können.

Das theoretische Verhältnis 9 : 3 : 4 wird durch die Annahme zweier Gene erklärt, von denen das eine (hier *E*) allein eine sichtbare Wirkung (hier rot) hat, während das andere (hier *F*) allein keine sichtbare Wirkung hat, mit dem ersten zusammen dagegen einen neuen Typus (hier rot, Seitenränder hell) hervorbringt. Dass dies Verhältnis hier vorkommt, zeigt mit grosser Wahrscheinlichkeit die Richtigkeit der bei der Kreuzung IV gegebenen Erklärung, dass das Gen *F* nur beim Vorhandensein von *E* den Typus rot, Seitenränder hell hervorbringt, um sie zu beweisen muss es aber gezeigt werden, dass das Gen *F* auch bei Pflanzen vorkommen kann, die kein Rot enthalten. Solche Pflanzen mussten theoretisch unter den rot-violetten und weissen *F*<sub>2</sub>-Pflanzen vorhanden sein und zwar bei drei Viertel dieser Pflanzen. Ich habe deswegen die vier weissen Pflanzen mit ein und derselben roten *F*<sub>2</sub>-Pflanze gekreuzt. In drei dieser Kreuzungen habe ich *F*<sub>1</sub>-Pflanzen erhalten, und zwar waren diese in zwei Fällen alle (15 bzw. 9) rot, Seitenränder hell, in einem Falle teilweise (7) rot, Seitenränder hell, teilweise (4) rot. Hieraus geht hervor, dass das Gen *F* bei sämtlichen drei weissen Pflanzen vorhanden war und zwar heterozygotisch bei einer, wahrscheinlich homozygotisch bei den beiden anderen. Damit ist also der Beweis für die Richtigkeit der obigen Hypothese geliefert. Die rote Pflanze selbst muss homozygotisch gewesen sein, und dies stimmt damit überein, dass in *F*<sub>3</sub> nach dieser Pflanze nur rote Individuen (6) erhalten wurden.

Auch nach anderen *F*<sub>2</sub>-Pflanzen habe ich *F*<sub>3</sub>-Generationen erzogen. So hatten zwei weisse *F*<sub>2</sub>-Pflanzen nur weisse (1 bzw. 17) Nachkommen. Eine vom Typus rot, Seitenränder hell hatte nur Nachkommen (11) desselben Typus, war also anscheinend homozygotisch in *E* und *F*. Von zwei rotvioletten *F*<sub>2</sub>-Pflanzen hatte die eine nur rotviolette Nachkommen (28), die andere zeigte dagegen in ihrer Nachkommenschaft eine Spaltung. Es waren nämlich 6 rotviolette, 1 violette, 2 rosaviolette und 3 weisse Individuen vorhanden. Die Spaltung in farbige und weisse ist anscheinend monohybrid, und die gefundenen Zahlen (9 : 3) stimmen genau mit den nach dem Verhältnis 3 : 1 zu erwartenden überein. Die Zahlen der verschiedenen farbigen Typen sind so klein, dass es schwer ist, diese Spaltung sicher zu erklären. Wenn wir aber annehmen, dass die rotviolette *F*<sub>2</sub>-Pflanze *BbDdIi* ist, wo *I* ein Gen für rosaviolette Farbe, das aber nur beim Vorhandensein von *B* wirksam ist, so müssen wir eine Spaltung von 3 farbigen (mit *B*) zu 1 weissen (mit *bb*) und unter den farbigen eine Spaltung in 9

rotviolette (*DI*), 3 violette (*Dii*), 3 rosaviolette (*ddI*) und 1 schwachviolette (*ddii*) bekommen. Dies stimmt gut mit den gefundenen Zahlen ( $6 : 1 : 2 : 0$ , berechnet  $5,0625 : 1,6875 : 1,6875 : 0,5625$ ) überein. Da die Zahlen zu klein sind und ich diese Typen nicht alle in anderen Kreuzungen gehabt habe, muss ich die Erklärung einstweilen noch als fraglich hinstellen, obgleich sie ziemlich wahrscheinlich erscheint. Nur ist es eigentümlich, dass nicht schon in  $F_2$  eine solche Spaltung unter den hellen farbigen vorkam, die Zahl war aber so klein, dass dies als Erklärungsgrund gelten kann.

Gelb  $\times$  violett, Kreuzung VI, 1917—9—6  $\times$  1917—13—5.

Die Pflanze 1917—9—6 stammte aus Samen der Sorte Mandarin und war gelb mit schwachem roten Fleck. Nachkommen dieser Pflanze habe ich leider nicht bekommen. Die andere *P*-Pflanze war die schon bei der Kreuzung XI erwähnte violette 1917—13—5. Sie hatte im Jahre 1918 16 Nachkommen, die alle violett waren, da aber bei der jetzt zu erwähnenden Kreuzung eine Spaltung schon in  $F_1$  in violette ohne Gelb und violette mit Gelb eintrat und es sich später bei der Aufzucht der  $F_2$ -Generation herausstellte, dass der nicht-gelbe Typus dominiert, habe ich eine neue, allerdings nur kleine, Aussaat von Samen von 1917—13—5 im Jahre 1920 gemacht um festzustellen, ob nicht auch Pflanzen mit Gelb unter den Nachkommen vorhanden waren. Ich bekam nur 4 Pflanzen, von denen aber eine tatsächlich gelbe Ränder besass. Möglicherweise waren auch 1918 solche Pflanzen vorhanden, obgleich ich es nicht beobachtet habe, da die gelbe Färbung oft sehr schwach sein kann und dann schwer sichtbar wird. Ich glaubte damals, der gelbe Typus sei dominant und demnach der gelbe Elter heterozygotisch, der violette dagegen homozygotisch, und habe deswegen unter den Nachkommen der violetten Pflanze nicht nach gelben gesucht. Da ich von der gelben *P*-Pflanze keine Nachkommen besass, konnte ich erst nach der Aufzucht der  $F_2$ -Generation mein Irrtum erkennen.

Schon in  $F_1$  bekam ich wie erwähnt eine Spaltung in ganz violette Pflanzen und violette mit gelben Rändern. Die Zahlen waren 1918 5 violette, nichtgelbe und 5 violette, gelbe, bei neuer Aussaat 1920 14 violette, nichtgelbe, 6 violette, gelbe. Die Spaltung war wahrscheinlich monohybrid, obgleich die Zahlen 1920 von den theoretischen ziemlich stark abwichen.

In  $F_2$  nach einer violetten, nicht-gelben  $F_1$ -Pflanze bekam ich 57 Pflanzen, die von vier verschiedenen Typen waren, wie die Tabelle 9



zeigt, wo auch die nach dem Verhältnis 9 : 3 : 3 : 1 berechneten Zahlen angegeben sind.

TABELLE 9.  $F_2$  nach VI—2.

F a r b e	Gefunden	Berechnet	Abweichung	Mittlerer Fehler
violett .....	35	32,0625	+ 2,9375	± 3,745
weisslich .....	10	10,6875	— 0,6875	± 2,947
violett, gelb .....	11	10,6875	+ 0,3125	± 2,947
weisslich, gelb.....	1	3,5625	— 2,5625	± 1,828

Die Spaltung in nichtgelbe und gelbe Pflanzen war deutlich monohybrid (gefunden 45 : 12, berechnet 42,75 : 14,25  $\pm$  3,269) mit Dominanz des nichtgelben Typus. An diesen Unterschied war also nur ein Gen beteiligt, das ich *A* und dessen Allelomorph ich *a* nenne. *AA*- und *Aa*-Pflanzen sind also nicht-gelb, *aa*-Pflanzen dagegen gelb. Ebenso war die Spaltung in violette und weissliche monohybrid (gefunden 46 : 11, berechnet 42,75 : 14,25  $\pm$  3,269). Die weisslichen waren wahrscheinlich weiss, was aus dem Vergleich mit der Kreuzung V hervorgeht, obgleich es hier, wahrscheinlich wegen des schwachen roten Flecks, schwer festzustellen war, und die Spaltung betrifft also das schon erwähnte Gen *B*. Dann würden aber unter den als violett bezeichneten Individuen auch schwachviolette gewesen sein. Dies ist immerhin möglich, obgleich es nicht notiert wurde, da diese beiden Nuancen ineinander übergehen können, vermutlich den verschiedenen genotypischen Kombinationen entsprechend. Wenn beide Eigenschaftspaare gleichzeitig berücksichtigt werden, wird die Spaltung dihybrid mit, wie aus der Tabelle 9 hervorgeht, guter Übereinstimmung zwischen den gefundenen und den berechneten Zahlen. *A* und *B* werden also wenigstens ziemlich unabhängig voneinander vererbt.

Nach vier  $F_2$ -Pflanzen wurden  $F_3$ -Generationen erzogen. Die eine, nach der violetten Pflanze VI—2—1, bestand aus 19 violetten und 8 violetten, gelben Pflanzen, zeigte also eine 3 : 1 Spaltung in bezug auf das Eigenschaftspaar nichtgelb—gelb. Eine andere, nach der violetten, gelben VI—2—4, bestand nur aus gelben Individuen, von denen aber 26 violett, 7 weisslich waren, also eine 3 : 1 Spaltung in bezug auf das Eigenschaftspaar violett—weisslich. Eine  $F_3$ -Generation nach der weisslichen, gelben VI—2—2, bestand nur aus weisslichen Pflanzen, spaltete aber in 22 nichtgelbe, 2 gelbe. Wahrschein-

lich war auch hier die Spaltung nach dem Verhältnis 3 : 1, obgleich die gelbe Färbung bei weisslichen Pflanzen oft schwer zu erkennen ist und deswegen einige gelbe vielleicht nicht erkannt wurden. Die weissliche, gelbe  $F_2$ -Pflanze VI—2—3 hatte nur weissliche, gelbe Nachkommen (30).

Da also nichtgelb über gelb dominiert, müssen die gelben  $F_1$ -Pflanzen in dieser Beziehung homozygotisch gewesen sein. Von einer solchen Pflanze habe ich eine  $F_2$ -Generation erzogen, die aus 44 Pflanzen bestand, welche alle gelb waren und also der Erwartung entsprachen. In der Ausdehnung und Stärke der gelben Färbung waren aber grosse Verschiedenheiten vorhanden, und ich habe versucht die Pflanzen in dieser Beziehung in zwei Klassen, deren Grenzen allerdings nicht scharf waren, einzuteilen. Als stark gelb wurden 31, als schwach gelb 13 bezeichnet. Diese Zahlen scheinen einer monohybriden Spaltung zu entsprechen (berechnet 33 : 11), und es ist sehr wohl möglich, dass ein Verstärkungsgen für die gelbe Farbe an diesen Unterschied beteiligt war.

Ausser der Spaltung in stark gelbe und schwach gelbe trat auch in dieser  $F_2$ -Generation eine Spaltung in violette und weissliche Pflanzen ein, die sicher dem Verhältnis 3 : 1 entsprach (gefunden 29 : 15, berechnet 33 : 11). In bezug auf sowohl dieses Eigenschaftspaar als die Stärke der gelben Färbung war die Spaltung dihybrid mit ziemlich guter Übereinstimmung der gefundenen und der nach dem Verhältnis 9 : 3 : 3 : 1 berechneten Zahlen (gefunden 20 violett, stark gelb, 9 violett, schwach gelb, 11 weisslich, stark gelb, 4 weisslich, schwach gelb; berechnet 24,75 : 8,25 : 8,25 : 2,75).

Auf die Vererbung des schwachen Flecks der gelben  $P$ -Pflanze gehe ich hier nicht ein, da er oft schwer festzustellen ist und die Verhältnisse deswegen noch nicht klar vorliegen.

Weiss  $\times$  gelb, rot gefleckt, Kreuzung XIV, 1917—20—5  $\times$  1917—19—6.

Die weisse Pflanze war dieselbe, die bei den Kreuzungen XI und X benutzt wurde. Die gelbe Pflanze stammte aus der Sorte *carminea aurea*, die karminrosa mit gelbem Rande sein sollte. Sie war aber so stark gelb, dass es schwer war die Grundfarbe zu erkennen. Wahrscheinlich war sie schwachviolett, nach den Resultaten der folgenden Kreuzung XXIV zu urteilen. Die Nachkommen (etwa 30) waren alle von demselben Typus wie die  $P$ -Pflanze.

Die  $F_1$ -Pflanzen waren alle violett mit rotem Fleck. Da die weisse

Pflanze das Gen *D* enthielt, nichtgelb über gelb und gefleckt über nichtgefleckt dominiert, war dies Resultat auch zu erwarten. Die Verbindung war nämlich *AAbbDDgg*  $\times$  *aaBBddGG*, die  $F_1$ -Pflanzen waren *AaBbDdGg*, also in bezug auf vier Gene heterozygotisch.

Die Zahlen in  $F_2$  waren leider so klein, dass es nicht möglich ist zu entscheiden, ob die zu erwartende komplizierte Spaltung wirklich eintraf. Sie zeigten aber in bezug auf zwei Eigenschaftspaare, nichtgelb—gelb (gefunden 14 : 8) und gefleckt—ungefleckt (gefunden 18 : 4) Zahlen, die einer monohybriden Spaltung entsprechen können (berechnet 16,5 : 5,5). Auch wenn beide Paare gleichzeitig berücksichtigt werden, stimmen die Zahlen einigermaßen gut mit den nach dem dihybriden Verhältnis 9 : 3 : 3 : 1 berechneten überein (gefunden: 11 violett, gefleckt, 3 violett, 7 gelb, gefleckt, 1 gelb; berechnet: 12,375 : 4,125 : 4,125 : 1,375). In bezug auf die Grundfarbe war keine deutliche Spaltung zu erkennen, was aber durch die kleine Zahl erklärt werden kann, da bei den gelben und den fleckigen die Grundfarbe nicht sicher festgestellt werden konnte.

*Gelb, rot gefleckt*  $\times$  *weiss, rot gefleckt*, Kreuzung XXIV, 1917—19—6—3  $\times$  1917—26—a—12.

Die gelbe *P*-Pflanze war eine der Nachkommen von der in der vorigen Kreuzung benutzten gelben *P*-Pflanze 1917—19—6. Die andere *P*-Pflanze 1917—26—a—12 stammte von der im folgenden bei der Kreuzung III näher erwähnten Pflanze 1917—26—a. Selbst hatte sie 10 Nachkommen, die alle weiss, rot gefleckt waren.

TABELLE 10.  $F_2$  nach XXIV—2.

F a r b e	Gefunden	Berechnet	Abweichung	Mittlerer Fehler
schwachviolett.....	14	40,5	+ 3,5	$\pm 4,209$
schwachviolett, gelb .....	9	13,5	— 4,5	$\pm 3,312$
weiss .....	15	13,5	+ 1,5	$\pm 3,312$
weiss, gelb.....	4	4,5	— 0,5	$\pm 2,051$

Die  $F_1$ -Pflanzen waren alle schwachviolett, woraus hervorgeht, dass die gelbe *P*-Pflanze das Gen *B* für schwachviolette Farbe besass. Dann muss natürlich auch, wie bei der vorigen Kreuzung erwähnt wurde, die Elternpflanze 1917—19—6 dieses Gen gehabt haben. Ausserdem waren die  $F_1$ -Pflanzen alle rot gefleckt, was auch zu er-



warten war, da beide Eltern homozygotisch gefleckt waren. Die Kreuzung war also  $aaBBGG \times AAbbGG$ .

In  $F_2$  trat eine dihybride Spaltung ein, wie die Tabelle 10 zeigt.

Sowohl in bezug auf jedes Eigenschaftspaar für sich als auf beide gleichzeitig ist die Übereinstimmung der gefundenen und der nach dem Verhältnis 3 : 1 (gefunden schwachviolett—weiss 53 : 19; nichtgelb—gelb 59 : 13, berechnet 54 : 18  $\pm$  3,<sub>674</sub>) bzw. 9 : 3 : 3 : 1 berechneten Zahlen ziemlich gut.

*Gelb, mit schwachem roten Fleck*  $\times$  *rot, Seitenränder hell (schwachviolett)*, Kreuzung V, 1917—9—6  $\times$  1917—1—7.

Die gelbe  $P$ -Pflanze wurde schon bei der Kreuzung VI erwähnt, da sie auch dort als  $P$ -Pflanze benutzt wurde. Auch 1917—1—7 ist früher, bei der Kreuzung IV, beschrieben worden. Es wurde dort gezeigt, dass sie in bezug auf das Gen  $E$  heterozygotisch, in bezug auf das Gen  $F$  dagegen homozygotisch war. Auch war sie in bezug auf das Gen  $B$  heterozygotisch, da einige Nachkommen (19) schwachviolette, andere (4) weisse Grundfarbe besaßen. Da ausserdem die nicht-roten Pflanzen (4) alle einen kleinen roten Fleck besaßen, hatte 1917—1—7 ein Gen für Fleckzeichnung, das schon erwähnte Gen  $G$ .

Da das Gen  $E$  bei 1917—1—7 heterozygotisch vorhanden war, war in  $F_1$  eine Spaltung in rote, Seitenränder hell und nichtrote zu erwarten, und eine solche trat tatsächlich ein. Die 11  $F_1$ -Pflanzen bestanden aus 7, die vom Typus rot, Seitenränder hell und 4, die schwachviolett (1) oder weiss (3) mit oder ohne roten Fleck waren. Da bei violetten Pflanzen ein schwacher roter Fleck oft leicht übersehen wird, besaßen wahrscheinlich alle diese 4 letzten Pflanzen einen roten Fleck, der bei einer scharf, bei den anderen dagegen nur schwach war. Von den 7 vom Typus rot, Seitenränder hell hatten 5 schwachviolette, 2 weisse Seitenränder.

Nach einer roten  $F_1$ -Pflanze, V—20, mit weissen Seitenrändern wurde eine  $F_2$ -Generation erzogen, die aber aus nur 13 Pflanzen bestand. Es waren 7 rote, von denen 5 weisse, 2 gelbe Seitenränder besaßen, und 6 weisse mit schwachem roten Flecke, von denen 1 gelbe Ränder besass, vorhanden. Die Spaltung war also dihybrid mit, bei den kleinen Zahlen, ziemlich guter Übereinstimmung zwischen Resultat und Erwartung. Die Spaltung in nichtgelbe und gelbe (10 : 3) war deutlich nach dem Verhältnis 3 : 1, die Spaltung in rote und weisse zeigte dagegen eine ziemlich grosse Abweichung von der Erwartung (7 : 6 statt 9,<sub>75</sub> : 3,<sub>25</sub>). Dies beruht aber sicher auf die kleinen Zahlen,

da diese Spaltung in der jetzt zu erwähnenden  $F_2$ -Generation sehr deutlich nach dem Verhältnis 3 : 1 war.

Eine zweite  $F_2$ -Generation wurde nach der  $F_1$ -Pflanze V—1, die vom Typus rot, Seitenränder schwachviolett war, erzogen, und ihre Zusammensetzung geht aus der Tabelle 11 hervor.

TABELLE 11.  $F_2$  nach V—1.

F a r b e	Gefunden	Berechnet nach 9:3:3:1	Abweichung	Mittlerer Fehler
rot, Seitenränder weiss— schwachviolett.....	73	61,875	+ 11,125	± 5,203
rot, Seitenränder gelb ... schwachviolett.....	8 6	20,625 20,625	— 12,625 + 5,375	± 4,094 ± 4,094
weiss .....	20			
gelb .....	3	6,875	— 3,875	± 2,539

Bei den meisten nichtroten Pflanzen war ein schwacher roter Fleck vorhanden. Ich habe aber die Zahlen nicht festgestellt, weil dies sehr schwierig ist, da der Fleck oft sehr undeutlich ist und auch einigen Blüten fehlen kann, während er bei anderen derselben Pflanze vorhanden ist.

Die Tabelle 11 zeigt eine schlechte Übereinstimmung zwischen den gefundenen und den nach dem Verhältnis 9 : 3 : 3 : 1 berechneten Zahlen. Dieser Mangel an Übereinstimmung besteht darin, dass die gelben gar zu wenig sind. Die Spaltung in rote und nichtrote ist dagegen sehr deutlich nach dem Verhältnis 3 : 1 mit sehr guter Übereinstimmung zwischen den gefundenen und den berechneten Zahlen (81 : 29 bzw. 82,5 : 27,5 : 4,541). Die Abweichung in der Zahl der gelben ist aber zu gross, dass sie als nur zufällig betrachtet werden kann. Es waren 99 nichtgelbe und 11 gelbe vorhanden, während 82,5 bzw. 27,5 ± 4,541 berechnet waren. Die Abweichung, 16,5, ist also mehr als dreimal den mittleren Fehler und kann deswegen kaum vom Zufall verursacht sein. Eher würden die Zahlen dem Verhältnis 15 : 1 entsprechen können (berechnet 103,125 : 6,875 ± 2,539). Ich halte es aber für wahrscheinlicher, dass die Abweichung nur scheinbar ist, da der gelbe Teil oft sehr schwach sein kann und deswegen leicht übersehen wird, und sogar einige Blüten einer gelben Pflanze ganz ohne Gelb sein können. Eine Pflanze muss deshalb wiederholt beobachtet werden, ehe man mit Sicherheit behaupten kann, dass sie nichtgelb ist, und vielleicht ist dies auch dann nicht immer möglich. Ich ver-

mute deshalb, dass einige genotypisch gelbe mit den nichtgelben zusammengeführt worden sind.

Die jetzt erwähnten Resultate können also durch eine  $F_2$ -Spaltung in bezug auf die Gene  $A$  und  $E$  erklärt werden. Das Gen  $F$  muss dagegen homozygotisch vorhanden gewesen sein und also nicht nur von der  $P$ -Pflanze 1917—1—7 sondern auch von der anderen  $P$ -Pflanze 1917—9—6 eingeführt worden sein. Sonst hätten nämlich auch rote ohne helle Seitenränder ausgespaltet werden müssen. Da dieses Gen nur beim Vorhandensein von  $E$  eine sichtbare Wirkung erzielt, kann sie natürlich sehr leicht bei 1917—9—6 vorhanden gewesen sein, obgleich es bei dieser nicht äusserlich bemerkbar werden konnte.

TABELLE 12.  $F_3$  nach V—1.

$F_2$ -Pflanze	rot, S. schwach- violett	rot, S. weiss	rot, S. gelb	schwach- violett	schwach- violett, gelb	weiss	weiss, gelb
V—1—4, rot, S. schwachviolett	16	2	2	1	—	3	—
V—1—5, » » »	16		—	—	—	—	—
V—1—6, » » weiss .....	—	15	8	—	—	2	—
V—1—1, » » gelb .....	—	2?	—	—	—	—	14
V—1—10, schwachviolett .....	—	—	—	15	1	6	1
V—1—11, weiss .....	—	—	—	—	—	21	2
V—1—12, weiss .....	—	—	—	—	—	16	3
V—1—7, weiss, gelb .....	—	—	—	—	—	4?	3
V—1—13, weiss, gelb .....	—	—	—	—	—	5?	21

Auch in  $F_3$  stimmen, wie die Tabelle 12 zeigt, die Resultate im grossen und ganzen mit dieser Erklärung überein. Nach zwei  $F_2$ -Pflanzen vom Typus rot, Seitenränder hell (V—1—4 und V—1—5) war die Spaltung in rote und helle monohybrid (gefunden 18 : 4 bzw. 15 : 2, berechnet 16,5 : 5,5 bzw. 12,75 : 4,25). In  $F_3$  nach allen übrigen nichtgelben  $F_2$ -Pflanzen wurden gelbe Individuen ausgespaltet, aber immer in kleinerer Zahl als nach dem Verhältnis 3 : 1 zu erwarten war. Im ganzen waren 74 nichtgelbe, 9 gelbe vorhanden, während 62,25 : 20,75  $\pm$  3,915 zu erwarten waren. Die drei gelben  $F_2$ -Pflanzen (V—1—1, V—1—7, V—1—13) hatten Nachkommen, die fast alle gelb waren. Einige wurden aber als nichtgelb notiert, und scheinbar kam hier also eine Ausspaltung von genotypisch nichtgelben Individuen vor. Wenn dies richtig wäre, würde die Analogie mit *Antirrhinum* fast vollständig sein, da Baur (1910, 1919) ja dort zwei weissliche



Formen konstatiert hat, von denen die eine gelblichweise, „Elfenbein“, zu gelb dominant, die andere rein weisse rezessiv ist. Mit einer solchen Annahme würde man in  $F_2$  nicht 3 nichtgelbe : 1 gelbe sondern 13 nichtgelbe : 3 gelbe, also statt den gefundenen Zahlen (99 und 11)  $89,375 : 20,625 \pm 4,091$  erwartet haben. Diese Zahlen stimmen zwar mit den gefundenen besser überein, da die Abweichung  $9,625$  innerhalb dreimal den mittleren Fehler fällt, ob diese Erklärung die richtige ist, halte ich aber noch für zweifelhaft. Das Defizit der gelben Pflanzen kann auch, wie schon erwähnt, dadurch erklärt werden, dass die genotypisch gelben nicht immer als solche erkannt wurden. Einstweilen muss ich aber diese Frage offen lassen, hoffe aber durch weitere Untersuchungen dieses wegen der Parallele mit *Antirrhinum* so interessante Problem bald lösen zu können.

Ein anderes Resultat in dieser Kreuzung, das ich noch nicht erwähnt habe, nämlich das Verhältnis zwischen schwachvioletten und weissen Pflanzen, ist von grossem Interesse. Die schwachviolett veranlagte  $P$ -Pflanze 1917—1—7 spaltete ja, wie schon erwähnt, in ihrer Nachkommenschaft Formen mit weisser Grundfarbe aus. Auch waren solche unter den  $F_1$ -Pflanzen vorhanden. Eine solche, V—20, besass nur Nachkommen mit weisser oder gelber Grundfarbe. Die  $F_1$ -Pflanze V—1 besass dagegen schwachviolette Seitenränder, und ihre Nachkommenschaft zeigte Spaltung in bezug auf die Grundfarbe. Bei den Pflanzen mit Rot konnten die Zahlen nicht sicher festgestellt werden. Bei den Pflanzen ohne Rot waren die weissen Pflanzen (20) etwa dreimal so viel wie die schwachvioletten (6), während gerade das umgekehrte Verhältnis zu erwarten war, da wir früher gesehen haben, dass schwachviolett über weiss dominiert. Dass hier nicht Dominanzwechsel vorliegt, geht aus  $F_3$  hervor. Die schwachviolette  $F_2$ -Pflanze V—1—10 spaltete nämlich in  $F_3$  weisse Individuen etwa im monohybriden Verhältnis 1 von 4 (7 von 23, berechnet  $5,75$ ) aus, während die vier weissen oder gelben alle nur weisse oder gelbe Nachkommen, aber keine schwachviolette, hatten. In ähnlicher Weise spalteten die Nachkommen der  $F_2$ -Pflanze V—1—4, die rot mit schwachvioletten Seitenrändern war, während die weissrandige  $F_2$ -Pflanze V—1—6 nur weissrandige oder weisse Nachkommen besass. Auch in dieser Kreuzung dominierte also schwachviolett über weiss, und wir müssen deswegen eine andere Erklärung suchen.

Die richtige Erklärung des abweichenden Zahlenverhältnis zwischen schwachvioletten und weissen  $F_2$ -Individuen ist sicher die, dass hier eine Koppelung vorliegt, und zwar zwischen den Genen  $E$

und *B*. Wenn wir annehmen, dass die Gameten der  $F_1$ -Pflanze V—1 ungefähr im Verhältnis  $6 BE : 1 B\bar{e} : 1 bE : 6 be$  gebildet werden, müssen wir in  $F_2$  tatsächlich das Verhältnis von ungefähr 1 schwachviolett : 3 weiss bekommen. Wir erhalten nämlich das folgende theoretische Verhältnis 134 mit *B* und *E* : 13 mit *E* und *bb* : 13 mit *B* und *ee* : 36 mit *bbee*. Wir sehen also, dass von den roten die meisten schwachviolette Seitenränder bekommen, während von den nichtroten die meisten weiss werden. Leider habe ich in  $F_2$  die Zahl der roten mit schwachvioletten und die mit weissen Seitenrändern nicht feststellen können, in einer  $F_3$ -Generation (nach V—1—4) habe ich aber dies getan, und die Resultate stimmen hier sehr gut mit der Theorie überein. Es wurden erhalten: 16 rot, Seitenränder schwachviolett, 2 rot, Seitenränder weiss, 1 schwachviolett und 3 weiss, also nach dem Verhältnis  $9 : 3 : 3 : 1$  zu wenig der Klassen rot, Seitenränder weiss und schwachviolett. Nach der Koppelungstheorie war dies aber zu erwarten ( $15,04 : 1,46 : 1,46 : 4,04$ ). In  $F_2$  wurden ja die beiden roten Klassen zusammengeführt, auch dort waren aber die gefundenen Zahlen (81 rot, Seitenränder hell, 6 schwachviolett, 23 weiss) mit den nach dem Koppelungsschema berechneten ( $82,5 : 7,3 : 20,2$ ) in sehr guter Übereinstimmung. Auch bei den Nachkommen der *P*-Pflanze 1917—1—7 (17 rot, Seitenränder schwachviolett, 2 rot, Seitenränder weiss, 2 schwachviolett, 2 weiss) und bei den  $F_1$ -Pflanzen (5 rot, Seitenränder schwachviolett, 2 rot, Seitenränder weiss, 1 schwachviolett, 3 weiss) waren die Zahlen in verhältnismässig guter Übereinstimmung mit der Theorie. Die Resultate stimmen also alle sehr gut mit der Annahme einer Koppelung zwischen *B* und *E* überein, und diese Annahme wird durch die Resultate der folgenden Kreuzung als richtig bewiesen. Ich werde dort näher auf diese Verhältnisse eingehen:

*Rot* × *schwachviolett, rot gefleckt*, Kreuzung III, 1917—5—4 × 1917—26—a.

Die eine *P*-Pflanze 1917—5—4 habe ich schon bei der Kreuzung II erwähnt. Sie hatte 53 rote und 16 gefleckte Nachkommen mit schwachvioletter oder rosa Grundfarbe und war also *BbCCee*. Ausserdem besass sie das Gen *G* für Fleckzeichnung, das in irgendeiner Weise mit *E* oder *e* gekoppelt war. Die andere *P*-Pflanze stammte aus der Sorte Rosamunda, die als niedrig, grossblütig, hell rosa mit Atlasglanz beschrieben wurde. Sie war selbst schwachviolett mit rotem doppelten Fleck, und ihre Nachkommenschaft bestand 1918 aus etwa 30 Pflan-

zen, die schwachviolett, rosa oder weiss mit oder ohne roten Fleck waren. In einer späteren Aussaat 1920 habe ich versucht die Nuancen der Grundfarbe zu klassifizieren und habe dabei das folgende Resultat erhalten:

schwachviolett oder mit schwachvioletten Strichen	9
rosa	1
weiss	4

Wenn die weissen und rosafarbigem zusammengezählt werden, erhalten wir 9 schwachviolette und 5 weiss-rosa. Diese Spaltung ist anscheinend monohybrid (theoretisch 10,5 : 3,5). Rosa und weisse sind schwer voneinander abzugrenzen, und ich vermute, dass es die Heterozygoten sind, die eine Zwischenstellung einnehmen. Obgleich diese oft den weissen näher als den rosafarbigem stehen, finde ich es zweckmässiger, das Gen für rosa mit *C*, das Allelomorph mit *c* als umgekehrt zu bezeichnen. Die *P*-Pflanze 1917—26—a war also *BbCc*. Ausserdem war sie *Gg*, da einige ihrer Nachkommen einen scharfen Fleck, andere dagegen nur einen schwachen oder keinen besaßen.

Die *F*<sub>1</sub>-Generation bestand aus folgenden Typen:

rot, Seitenränder hell	5	} 11
rot	6	
mit Fleck mittlerer Grösse, schwachviolette Grundfarbe	4	} 17
» » » » , weiss—rosa	6	
kleinfleckig, schwachviolette	5	
» » , weiss—rosa	2	

Wenn die beiden roten Gruppen zusammengezählt werden, ist die Spaltung in rote und gefleckte monohybrid, obgleich die gefundenen Zahlen, 11 und 17, etwas von den zu erwartenden, 14 und 14, abweichen. Eine solche Spaltung war zu erwarten, da die eine *P*-Pflanze, 1917—5—4, *Ee*, die andere *ee* war. Da von den 11 roten Pflanzen 5 helle Seitenränder besaßen, muss die *P*-Pflanze 1917—26—a *Ff* gewesen sein, was ja äusserlich nicht sichtbar werden konnte, da *F* nur beim Vorhandensein von *E* eine sichtbare Wirkung hat. Die Spaltung ist auch in dieser Beziehung deutlich monohybrid (gefunden 5 : 6, berechnet 5,5 : 5,5).

In der Grösse des Flecks war bei den fleckigen *F*<sub>1</sub>-Pflanzen eine monohybride Spaltung vorhanden. Wahrscheinlich waren die 7 kleinfleckigen Heterozygoten, die übrigen Homozygoten. Eine solche Spaltung war zu erwarten, da alle Gameten der Pflanze 1917—5—4,



die *e* hatten, auch *G* besaßen, während die Gameten von 1917—26—a wahrscheinlich im Verhältnis  $1 FG : 1 Fg : 1 fG : 1 fg$  gebildet wurden.

Auch in der Grundfarbe war die Spaltung bei den fleckigen  $F_1$ -Pflanzen deutlich. Sie war entweder schwachviolett oder weiss bis rosa. Da beiden *P*-Pflanzen *Bb* waren, würde man vielleicht hier das Verhältnis  $3 : 1$  erwartet haben. Dies ist aber nicht richtig, denn, wie die Kreuzung V zeigt und weiter unten auch in dieser Kreuzung gezeigt werden wird, findet zwischen *B* und *E* eine Koppelung statt. Die Gameten von 1917—5—4 müssten danach im Verhältnis  $6 BE : 1 bE : 1 Be : 6 be$ , die von 1917—26—a, welche Pflanze *ee* ist, dagegen im Verhältnis  $1 Be : 1 be$  gebildet werden. Wenn wir die  $F_1$ -Pflanzen mit *E*, deren Grundfarbe nicht festgestellt werden konnte, nicht berücksichtigen, wird man in  $F_1$  eine Spaltung in schwachviolette und weiss-rosa Individuen im Verhältnis  $8 : 6$  und also bei der Gesamtzahl von 17 9,71 schwachviolette, 7,29 weisse-rosa erwarten. Tatsächlich waren 9 schwachviolette, 8 weisse-rosa vorhanden, also eine sehr gute Übereinstimmung.

Wegen der Vielförmigkeit der  $F_1$ -Generation waren die  $F_2$ -Generationen sehr verschieden. Sie werden im folgenden einzeln beschrieben.

Die  $F_1$ -Pflanze III—28

war schwachviolett mit grossem roten Fleck. Ihre Nachkommen besaßen alle einen Fleck aber von wechselnder Grösse. Es war aber nicht möglich die Pflanzen nach der Fleckengrösse in Klassen zu verteilen, da die Variabilität kontinuierlich war. Die Extreme waren aber deutlich verschieden (Fig. 1). Hier waren sicher zwei verschiedene Fleckengene vorhanden, von denen das eine nur verstärkende Gen *H* schon früher (Kreuzung II) bei der Pflanze 1917—5—4 nachgewiesen wurde und hier bei der  $F_1$ -Pflanze heterozygotisch, während das andere, *G*, homozygotisch vorhanden war. Da die Heterozygoten wahrscheinlich eine Zwischenstellung einnehmen und ausserdem die Modifikationen gross sind, wird dadurch die Variabilität kontinuierlich.

Ausser dieser Spaltung in der Fleckengrösse kam auch eine Spaltung in der Grundfarbe vor, und die Pflanzen konnten in solche mit schwachvioletter (55) und solche mit weisser-rosa Farbe (22)

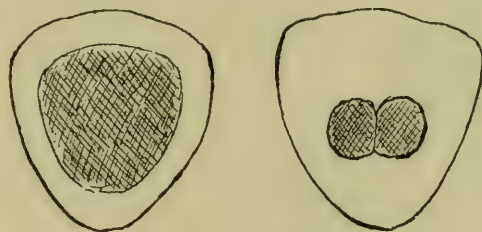


Fig. 1. Extreme in Fleckengrösse in  $F_2$  nach III—28.

klassifiziert werden. Diese Spaltung ist monohybrid, und die Zahlen stimmen gut mit den nach dem Verhältnis 3 : 1 zu erwartenden ( $57,75 : 19,25 \pm 3,800$ ) überein. Die Stärke der schwachvioletten Farbe war etwas verschieden, vermutlich waren die helleren Pflanzen (36) die Heterozygoten. Diese Annahme wurde durch die Resultate in  $F_3$  bestätigt. Eine  $F_2$ -Pflanze, III—28—3, mit weisser Grundfarbe hatte 18 Nachkommen, die alle weisse Grundfarbe besaßen. Eine andere, III—28—1, mit etwas stärkerer schwachvioletter Farbe hatte nur ähnliche Nachkommen (23), während eine mit schwächerer schwachvioletter Farbe, III—28—2, die zwar nur 2 Nachkommen hatte, schon bei diesen eine Spaltung zeigte, indem die eine weisse, die andere schwachviolette Grundfarbe besass.

Eine  $F_1$ -Pflanze III—6 mit kleinem, doppelten Fleck gab in  $F_2$  Spaltung in Pflanzen mit scharfem Fleck verschiedener Grösse (72) und solche mit schwachem oder keinem Fleck (27). Diese Spaltung war also deutlich monohybrid mit guter Übereinstimmung der gefundenen und der berechneten ( $74,25 : 24,75 \pm 4,308$ ) Zahlen, und die  $F_1$ -Pflanze III—6 ist also Gg gewesen. Von den fleckigen Individuen hatten 15 einen verhältnismässig grossen Fleck und waren vermutlich GG. Es waren allerdings 24 Homozygoten zu erwarten, wahrscheinlich waren aber auch einige Homozygoten unter den übrigen vorhanden, was auch aus den Resultaten in  $F_3$  hervorgeht.

Auch in der Grundfarbe kam eine Spaltung vor, die Zahlen wurden aber hier nicht festgestellt.

Die Resultate in  $F_3$  gibt die Tabelle 13.

TABELLE 13.  $F_3$  nach III—6.

$F_2$ -Pflanze	$F_3$ gefunden		$F_3$ berechnet	
	gefleckt	ungefleckt od. schwach gefleckt	gefleckt	ungefleckt od. schwach gefleckt
III—6—1, gefleckt .....	16	0	16	0
III—6—7, » .....	35	0	35	0
Summe	51	0	51	0
III—6—2, gefleckt .....	11	2	9,75	3,25
III—6—3, » .....	6	3	6,75	2,25
Summe	17	5	16,50	5,50
III—6—4, schwach gefleckt.....	0	17	0	17

Zwei  $F_2$ -Pflanzen waren also in bezug auf den scharfen Fleck homozygotisch, GG, zwei waren heterozygotisch, Gg, eine schwach gefleckte war, nach Erwartung, gg. Von den zwei fleckigen Homozygoten gehörte die eine der Gruppe vermuteter Homozygoten, die andere sowie die beiden Heterozygoten aber nicht. Dies stimmt also mit der Vermutung, dass einige Homozygoten unter den kleinfleckigen waren, gut überein.

Eine rote  $F_1$ -Pflanze III—2 gab bei Selbstbestäubung eine Nachkommenschaft, die 1919 aus 106 roten verschiedener Nuance und 52 gefleckten mit verschiedener Grundfarbe bestand. Diese Zahlen weichen stark von den nach dem Verhältnis 3 : 1 zu erwartenden ( $118,5 : 39,5 \pm 5,113$ ) ab, obgleich die Abweichung nicht dreimal den mittleren Fehler erreicht, stimmen aber fast genau mit den nach dem Verhältnis 2 : 1 zu erwartenden ( $105,33 : 52,67 \pm 5,926$ ) überein. Da ich aber dieses Jahr gefunden hatte, dass bei Aussaat der Samen in Erde oft ein hoher Prozent nicht keimt oder wenigstens keine lebensfähige Keimpflanzen gibt, und deswegen die Möglichkeit für eine Selektion sehr günstig sind, wenn nur irgend ein kleiner Unterschied in der Keimfähigkeit oder der Resistenz der Keimpflanzen zwischen verschiedenen Genotypen vorhanden ist, so habe ich im Frühjahr 1920 einen Rest von Samen der  $F_1$ -Pflanze III—2 in Petrischalen ausgesät. Alle diese ausgelegten Samen (70) keimten, und die Keimpflanzen wurden pikiert, später konnten aber wegen besonderer Umstände nur 37 Pflanzen berücksichtigt werden, die aus 30 roten und 7 gefleckten bestanden. Hier stimmen also die Zahlen gut mit den berechneten ( $27,75 : 9,25$ ) überein, die Abweichung ist sogar in der entgegengesetzten Richtung zu derjenigen 1919. Wir werden deswegen auch annehmen müssen, dass die Spaltung in 1919 dem Verhältnis 3 : 1 entsprach, obgleich damals möglicherweise durch Selektion eine Verminderung der roten Pflanzen an Zahl stattgefunden hatte. Wenn die Zahlen beider Jahre summiert werden, stimmen sie ( $136 : 59$ ) ziemlich gut mit den berechneten ( $146,25 : 48,75 \pm 6,017$ ) überein.

Auch in  $F_3$  zeigten die spaltenden Generationen das theoretische Verhältnis 3 : 1, wie die Tabelle 14 zeigt. Die Übereinstimmung zwischen gefundenen und berechneten Zahlen ist in fast allen sehr gut, fast vollständig. Zwei rote  $F_2$ -Pflanzen, III—2—9 und III—2—13, waren möglicherweise Homozygoten, die Zahlen sind aber so klein, dass wir dies nicht mit Sicherheit behaupten können. Die beiden gefleckten  $F_2$ -Pflanzen, III—2—2 und III—2—3, hatten, wie zu erwarten war, nur fleckige, keine rote, Nachkommen.



TABELLE 14.  $F_3$  nach III—2.

$F_2$ -Pflanze	$F_3$ gefunden		$F_3$ berechnet		Mittlerer Fehler
	rot	gefleckt	rot	gefleckt	
III—2—9, rot .....	2	0	2	0	—
III—2—13, » .....	7	0	7	0	—
Summe	9	0	9	0	—
III—2—1, rot .....	20	13	24,75	8,25	—
III—2—6, » .....	14	3	12,75	4,25	—
III—2—7, » .....	12	5	12,75	4,25	—
III—2—8, » .....	16	6	16,50	5,50	—
III—2—10, » .....	9	4	9,75	3,25	—
III—2—12, » .....	18	7	18,75	6,25	—
Summe	89	38	95,25	31,75	$\pm 4,88$
III—2—2, gefleckt .....	0	26	0	26	—
III—2—3, » .....	0	28	0	28	—
Summe	0	54	0	54	—

Wie erwähnt waren die roten  $F_2$ -Pflanzen von verschiedener Nuance, sie waren aber nicht zu klassifizieren. Um zu versuchen festzustellen, ob diese Nuancen verschiedenen Genotypen entsprechen, habe ich in einigen Fällen, wo es möglich war, die Nuance der  $F_2$ -Pflanze notiert und die der  $F_3$ -Pflanzen damit verglichen. Es zeigte sich dann, dass die  $F_3$ -roten nach ungleichen  $F_2$ -roten auch ungleich waren und dass auch die fleckigen  $F_3$ -Pflanzen verschiedene Grundfarbe je nach der Farbe ihrer roten Geschwister und der  $F_2$ -Pflanze besaßen. Es wurde dadurch möglich festzustellen, dass die Nuance einer roten Pflanze davon abhängt, welche Grundfarbe (schwach-

TABELLE 15.

$F_2$ -Pflanze		$F_3$ -Pflanzen	
Bezeichnung	Farbe	Nuance der roten	Grundfarbe der fleckigen
III—2—1 .....	?	violettrot	schwachviolett
III—2—10 .....	violettrot	violettrot	schwachviolett
III—2—7 .....	dunkelrot	dunkelrot	rosa
III—2—8 .....	dunkelrot	dunkelrot	rosa
III—2—6 .....	hellrot?	hellrot	weiss—schwach rosa
III—2—12 .....	hellrot	dunkelrot und hellrot	weiss—schwach rosa

violett, rosa oder weiss) die Blüte hat. Den Zusammenhang zeigt die Tabelle 15, wo die roten Nuancen »dunkelrot«, »violettrot« und »hellrot« bezeichnet werden.

Wir sehen also, dass violettrot (Taf. I, Fig. 7), wenn  $E$  und  $B$ , dunkelrot (Taf. I, Fig. 8), wenn  $E$  und  $bbCC$ , hellrot (Taf. I, Fig. 9), wenn  $E$  und  $bbcc$  oder  $bbCc$  zusammen vorkommen, zustande kommt. Wie früher gezeigt wurde, sind die Heterozygoten  $Cc$  sehr hell und gehen in die weissen über. Dadurch ist die Spaltung nach der hellroten  $F_2$ -Pflanze III—2—12 in dunkelrote (mit  $CC$ ) und hellrote (mit  $Cc$  oder  $cc$ ) zu verstehen.

Zwei  $F_1$ -Pflanzen vom Typus rot, Seitenränder hell, nämlich III—4 und III—j wurden selbstbestäubt, und die Zusammensetzung ihrer Nachkommenschaften zeigen die Tabellen 16 und 17.

TABELLE 16.  $F_2$  nach III—4.

	rot, S. hell	rot, S. hell, gelb	rot	schwachvio- lett	schwachvio- lett, gelb	weiss-rosa	weiss-rosa, gelb
gefunden .....	207	29	45	19	9	56	11
	236		45	95			
berechnet nach 9:3:4	$211,5 \pm 9,620$		$70,5 \pm 7,568$	$94 \pm 8,398$			

TABELLE 17.  $F_2$  nach III—j.

	rot, S. hell	rot, S. hell, gelb	rot	gefleckt	gefleckt, gelb
gefunden .....	31	3	10	20	5
	34		10	25	
berechnet nach 9:3:4	$38,8125 \pm 4,121$		$12,9375 \pm 3,242$	$17,25 \pm 3,597$	

In  $F_2$  nach beiden  $F_1$ -Pflanzen kam also das theoretische Verhältnis 9:3:4 vor, das zu erwarten war, da die  $F_1$ -Pflanzen  $EeFf$  waren. Die Übereinstimmung der gefundenen und der berechneten Zahlen ist ziemlich gut, nur waren die roten nach III—4 gar zu wenig. Die Ursache dazu könne ich nicht, vielleicht sind aber einige irrtümlicherweise zur Klasse vom Typus rot, Seitenränder hell geführt worden. Da unter den roten keine gelbrandige waren, ist es immerhin möglich, dass die roten gelbrandigen als vom Typus rot, Seitenränder hell, gelb klassifiziert worden sind. Eine partielle Koppelung zwischen

*E* und *F* würde auch die Abweichung erklären, da aber sowohl nach III—j als auch in der Kreuzung X das normale Verhältnis vorkommt, halte ich eine solche für sehr unwahrscheinlich.

Auffallend ist, dass die  $F_2$ -Pflanzen, die nicht zu einer der beiden roten Klassen gehörten, nach III—j alle einen scharfen Fleck besaßen, während alle nach III—4 ohne einen solchen waren. Dies ist durch die schon erwähnte Koppelung zwischen *E* und *g* oder *G* zu erklären. In Übereinstimmung mit einer solchen ist auch die Tatsache, dass ich in keiner Nachkommenschaft einer selbstbestäubten Pflanze mit *E* mit Sicherheit gleichzeitig genotypisch scharf fleckige und helle ungefleckte erhalten habe. Nur der eine dieser Typen war in solchen Nachkommenschaften vorhanden. Dies war der Fall nach Selbstbestäubung von 1917—5—4, in  $F_2$  und  $F_3$  nach III—2 und III—4, in  $F_2$  nach III—j, II—1 und II—25. Nur in  $F_2$  nach X—2 waren drei phaenotypisch gefleckte Pflanzen vorhanden, da aber in dieser Kreuzung die *EeFf*-Pflanzen auch phaenotypisch gefleckt sein konnten, halte ich diese für genotypisch vom Typus rot, Seitenränder hell, und dies wird sicher richtig sein, da sie sonst die einzige Ausnahme der oben genannten Regel bilden würden.

Interessant ist, dass in diesen beiden  $F_2$ -Generationen auch gelb-randige Formen ausgespaltet wurden, obgleich in keiner der Nachkommenschaften der beiden *P*-Pflanzen solche beobachtet worden waren. Wenn solche nicht nur zufällig ausblieben oder wirklich vorhanden waren aber übersehen wurden, wird man das Auftreten in  $F_2$  kaum anders erklären können als durch die Annahme von zwei verschiedenen Genen, die einzeln und auch in heterozygotischem Zustande die gelbe Färbung unterdrücken. Wenn je eins von diesen bei den *P*-Pflanzen vorhanden war, würden die  $F_1$ -Pflanzen in beiden heterozygotisch werden und in  $F_2$  würde eine Spaltung in nichtgelbe und gelbe im Verhältnis 15 : 1 eintreten. Da aber nicht in allen  $F_2$ -Generationen eine solche Spaltung eintrat, müsste die eine *P*-Pflanze beide Gene, das eine aber heterozygotisch, das andere homozygotisch besessen haben. Die Zahlen in den beiden  $F_2$ -Generationen nach III—4 und III—j stimmen aber mit dieser Annahme schlecht überein, und sogar noch schlechter als mit der Annahme einer 3 : 1 Spaltung. Die Zahlen waren nämlich 388 nichtgelbe und 57 gelbe, während nach dem Verhältnis 15 : 1 417,1875 : 27,8125 = 5,106 und nach dem Verhältnis 3 : 1 333,75 : 111,25 = 9,131 zu erwarten waren. Die Abweichung vom Verhältnis 15 : 1 ist also fast sechsmal und die vom Verhältnis 3 : 1 auch beinahe sechsmal den mittleren Fehler und also in beiden Fällen gar zu gross. In



letztem Falle würde man aber die Abweichung dadurch erklären können, dass alle gelbe Individuen nicht als solche erkannt wurden, was in erstem Falle nicht möglich ist. Ich halte es deswegen für wahrscheinlich, dass die Zahlen dem theoretischen Verhältnis 3 : 1 entsprechen. Dass keine der *P*-Pflanzen gelbe Nachkommen hatte, kann dann in derselben Weise erklärt werden, indem die gelben nicht als solche erkannt oder möglicherweise ganz einfach übersehen wurden, weil ich damals eine Ausspaltung von gelben Typen nicht erwartete.

TABELLE 18.  $F_3$  nach III—4.

$F_2$ - P f l a n z e		$F_3$						
Bezeichnung	Farbe	rot, S. hell	rot, S. hell, gelb	rot	schwachviolett	schwachviolett, gelb	rosa-weiss	rosa-weiss, gelb
III—4—3 ...	rot, S. hell	17?	0?	—	—	1	3	4
III—4—11 ...	rot, S. hell, gelb	—	25	—	—	1	—	6
III—4—12 ...	» » » »	—	10	—	—	1	—	2
III—4—1 ...	rot	—	—	22	5	—	4	—
III—4—5 ...	»	—	—	20	—	—	—	—
III—4—16 ...	schwachviolett	—	—	—	10	4	3	1
III—4—19 ...	»	—	—	—	14	4	7	2
III—4—8 ...	schwachviolett, gelb	—	—	—	—	4	—	1
III—4—15 ...	» »	—	—	—	—	17	—	5
III—4—10 ...	rosa—weiss,	—	—	—	—	—	7	3
III—4—18 ...	» »	—	—	—	—	—	1	4
III—4—20 ...	» »	—	—	—	—	—	28?	0?
III—4—6 ...	rosa—weiss, gelb	—	—	—	—	—	—	31
III—4—9 ...	» » »	—	—	—	—	—	—	26
III—4—17 ...	» » »	—	—	—	—	—	—	24

In  $F_3$  stimmen die Verhältnisse mit der Annahme einer 3 : 1 Spaltung gut überein. In zwei Fällen wurde die Zahl der gelben nicht sicher festgestellt, nämlich nach III—4—3 und III—4—20. Zwei  $F_2$ -Pflanzen (III—4—1, III—4—5) gaben keine gelben Nachkommen, vier (III—4—16, III—4—19, III—4—10 und III—4—18) spalteten in  $F_3$  in nichtgelbe und gelbe etwa im Verhältnis 3 : 1 (gefundene Gesamtzahl 42 : 18, berechnete 45 : 15  $\pm$  3,351). In keinem Falle kam die Spaltung 15 : 1 vor. 7 gelbe  $F_2$ -Pflanzen hatten nur gelbe Nachkommen (Gesamtzahl 153), so dass man hier nicht eine zu gelb re-

zessive nichtgelbe Form als Erklärung der Zahlenverhältnisse annehmen kann.

Da die gelbe Farbe meistens nur an den Rändern der Blüte vorkommt, ist es bei gelben im allgemeinen möglich zu entscheiden, welchen Farbentypus sie sonst besitzen. Eine Ausnahme bildet möglicherweise die roten, da ich keine Pflanze dieses Typus mit Gelb beobachtet habe. Es ist aber nicht ausgeschlossen, dass einige der von mir als rot, Seitenränder hell, gelb klassifizierten eigentlich genotypisch rot, gelb waren, wie ich schon erwähnt habe. Auffallend ist aber, dass unter den helleren Pflanzen die gelben verhältnismässig viel zahlreicher waren als unter denjenigen vom Typus rot, Seitenränder hell. Ob dies darauf beruht, dass die gelbe Färbung bei den hellen Typen sich leichter entwickelt und der Unterschied also nur phaenotypisch ist, oder ob hier eine Koppelung zwischen *E* und *A* vorliegt, kann natürlich nicht entschieden werden, solange die Zahlen selbst unsicher sind. Eine solche Koppelung würde aber auch das Fehlen von roten mit Gelb erklären können.

Unter den hellen  $F_2$ -Pflanzen nach III—4 waren 28 schwachviolette und 67 weisse bis rosafarbige. Die letzteren konnten nicht scharf in zwei Klassen aufgeteilt werden und werden deswegen im folgenden als »weissliche» zusammengeführt. Das Verhältnis ist dann etwa 1 : 3 und würde also durch die Annahme von Rezessivität der schwachvioletten Form erklärt werden können. Dies kann aber nicht die richtige Erklärung sein, da aus  $F_3$  hervorgeht, dass schwachviolett über weisslich dominiert. Nach 4 schwachvioletten  $F_2$ -Pflanzen (III—4—16, III—4—19, III—4—8, III—4—15) spalteten nämlich die  $F_3$ -Generationen alle im Verhältnis 3 schwachviolett : 1 weisslich (gefundene Gesamtzahl 53 : 19, berechnete 54 : 18  $\pm$  3,674), während alle 6 weissliche  $F_2$ -Pflanzen nur weissliche Nachkommen hatten und zwar zusammen 124. Wie ich schon bei der Kreuzung V nachgewiesen habe, kann aber das Zahlenverhältnis durch die Annahme einer Koppelung zwischen *B* und *E* und zwar in der Weise, dass die Heterozygoten *BbEe* ihre Gameten ungefähr im Verhältnis 6 *BE* : 1 *Be* : 1 *bE* : 6 *be* gebildet werden. Diese Annahme stimmt, wie erwähnt wurde, mit den Resultaten in  $F_1$  gut überein, und auch die Zahlen in  $F_2$  nach III—4 sind mit den berechneten in sehr guter Übereinstimmung. Es wurden gefunden 281 Pflanzen der beiden roten Klassen, 28 schwachviolette und 67 weissliche, während 282  $\pm$  8,396, 24,94  $\pm$  4,825 und 69,06  $\pm$  7,509 berechnet waren. Die Abweichung war also bei allen Gruppen kleiner als der mittlere Fehler. Auch in  $F_3$  stimmen die gefundenen

Zahlen mit den zu erwartenden gut überein. Nach drei  $F_2$ -Pflanzen (III—4—3, III—4—11, III—4—12) waren die schwachvioletten  $F_3$ -Pflanzen in jedem Falle weniger zahlreich als die weisslichen, nur nach einer (III—4—1) waren sie zahlreicher, aber nur unbedeutend. Zusammen waren die in  $F_3$  gefundenen Zahlen 79 rote von beiden Typen, 8 schwachviolette und 19 weissliche und die berechneten  $79,5 \pm 4,458$ ,  $7,03 \pm 2,562$  und  $19,47 \pm 3,987$ . Die Übereinstimmung ist also auch hier sehr gut. In Tabelle 19 sind alle Fälle, wo in  $F_2$  und  $F_3$  der Kreuzungen III und V diese Spaltung vorkommt, zusammengestellt, und wie aus der Tabelle hervorgeht, ist die Übereinstimmung der gefundenen und berechneten Zahlen in den meisten Einzelfällen und ganz besonders in der Summe dieser sehr gut.

TABELLE 19.

Elternpflanze	G e f u n d e n			B e r e c h n e t		
	rot, S. hell und rot	schwachviolett	weisslich	rot, S. hell und rot	schwachviolett	weisslich
III—4.....	281	28	67	282	24,94	69,06
III—4—1 ...	22	5	4	23,25	2,06	5,69
III—4—3 ...	17	1	7	18,75	1,66	4,59
III—4—11...	25	1	6	24	2,12	5,88
III—4—12...	10	1	2	9,75	0,86	2,39
V—1 .....	81	6	23	82,5	7,3	20,2
V—1—4 .....	18	1	13	16,5	1,46	4,04
Summe	454	43	112	$456,75 \pm 10,69$	$40,39 \pm 6,141$	$111,86 \pm 9,556$

Aus diesen Resultaten geht also mit Sicherheit hervor, dass  $B$  und  $E$  mit einander gekoppelt waren und zwar ungefähr im Verhältnis  $6 BE : 1 Be : 1 bE : 6 be$ . Natürlich braucht es nicht genau dieses theoretische Verhältnis zu sein, da die Verhältniszahlen nicht notwendig ganz sein müssen, es muss aber ein Verhältnis sein, dass diesem sehr nahe liegt. Nach der Chromosomentheorie können wir dann schliessen, dass die allelomorphen Paare  $B—b$  und  $E—e$  in demselben Chromosomenpaar liegen und dass ein »crossing-over«-Prozent von etwa  $14,3 \left( = \frac{2 \cdot 100}{14} \right)$  vorhanden ist.

Noch eine andere Koppelung ist in dieser Kreuzung vorhanden. Wie bei der Beschreibung der Farbentypen (S. 153) erwähnt wurde, habe ich bei Pflanzen vom Typus rot, Seitenränder hell bis jetzt nicht mit Sicherheit die von mir dunkelrot bezeichnete Nuance angetroffen.



Da diese bei Pflanzen mit *E* und *CC* vorkommt, kann dies durch eine Koppelung von *c* und *F* erklärt werden, da dann nicht oder nur verhältnismässig selten Pflanzen, die gleichzeitig *F* haben und *CC* sind, entstehen können. Über den Grad dieser Koppelung kann ich noch nichts bestimmtes sagen, da ich noch nicht genügend genaue Beobachtungen darüber angestellt habe.

*Weiss*  $\times$  *schwachviolett*, Kreuzung XIV, 1917—20—5  $\times$  1917—17—6.

Die weisse *P*-Pflanze ist schon mehrmals erwähnt worden. Die schwachviolette wurde als *amoena*, weissblütig angegeben, war aber keine reine *amoena*-Form, da sie nicht nur in mehreren äusseren Charakteren sondern auch darin, dass sie mit der *Whitneyi*-Pflanze völlig fertile  $F_1$ -Bastarde bildete, von der Art *amoena* abwich. Ausserdem war sie nicht weissblütig, so eine Verwechslung wird wohl stattgefunden haben. Ihre systematische Stellung ist noch unsicher, da sie wahrscheinlich auch keine reine *Whitneyi* ist, ich führe aber hier ihre Kreuzungen mit *Whitneyi* zu den Varietätenkreuzungen dieser Art, da sie immerhin scheint ihr nahe zu stehen. Ich hoffe später eine Gelegenheit zu bekommen auf diese Fragen näher einzugehen.

Von 1917—17—6 selbst bekam ich leider keine Samen. Alle Pflanzen derselben Samenprobe waren aber ihr in der Farbe ziemlich ähnlich.

Die  $F_1$ -Pflanzen waren alle 44 violett und also dunkler als die *P*-Pflanze. Dies wird dadurch erklärt, dass bei der weissen Pflanze das Gen *D* vorhanden ist, das allein keine sichtbare Wirkung hat, mit dem Gen *B* zusammen dagegen violette Farbe bewirkt. In  $F_2$  trat Spaltung in violette und schwachviolette, welche beide Typen aber durch Übergänge verbunden waren, so dass eine Klassifizierung unmöglich war, und deswegen im folgenden zusammen als farbige bezeichnet werden, und weisse ein. Die gefundenen und die nach dem Verhältnis 3 farbig : 1 weiss berechneten Zahlen werden in der Tabelle 20 angegeben.

Die  $F_2$ -Generationen zeigen beide ziemlich grosse Abweichungen vom theoretischen Verhältnis, aber in entgegengesetzter Richtung.  $F_2$  nach XIV—1 enthält zu viel,  $F_2$  nach XIV—30 zu wenig farbige. Bei jener ist die Zahl der Pflanzen so klein, dass man die Abweichung als nur zufällig betrachten kann, bei dieser ist sie aber bei ziemlich grossen Zahlen fast dreimal so gross wie der mittlere Fehler. Wenn beide zusammen gezählt werden, ist aber die Abweichung wenig grösser als

TABELLE 20.  $F_2$  nach XIV—1 und XIV—30.

$F_1$ -Pflanze	Gefunden		Berechnet		Abweichung	Mittlerer Fehler
	farbig	weiss	farbig	weiss		
XIV—1 .....	17	1	13,5	4,5	3,5	—
XIV—30, 1919 .....	43	23	49,5	16,5	6,5	—
» 1920 .....	10	7	12,75	4,25	2,75	—
» 1919+1920 .....	53	30	62,25	20,75	9,25	$\pm 3,945$
Summe	70	31	75,75	25,25	5,75	$\pm 4,352$

der mittlere Fehler, und die Spaltung kann sicher als dem theoretischen Verhältnis 3 : 1 entsprechend betrachtet werden, da die Resultate in  $F_3$  damit sehr gut übereinstimmen. Als Ursache der Verschiebung in  $F_2$  würde man vielleicht eine Selektion vermuten können. Es keimten nämlich von 100 Samen von XIV—1 nur 73, und nur 44 Keimpflanzen konnten pikiert werden, da die übrigen kurz nach der Keimung starben. Beim Auspflanzen ins Freie waren nur noch 24 lebend. Von XIV—30 wurden im Jahre 1919 die Samen in Erde gesät, und der Prozentsatz gekeimter Samen wurde nicht festgestellt. 1920 wurde ein neuer Teil dieser Samen in Petrischalen ausgesät. Von den 50 ausgelegten Samen keimten 46, nach dem Pikieren starben aber viele ab. In beiden Fällen starb also ein grosser Teil der Sämlinge frühzeitig ab, und eine Ausmerzung der weniger resistenten Typen hätte also stattgefunden haben können. Da aber das Resultat in den beiden Fällen gerade entgegengesetzt war, ist eine Selektion in bezug auf den Farbentypus jedoch unwahrscheinlich. Auffallend ist aber, dass in  $F_3$  nach XIV—30, wo alle Samen in Petrischalen gekeimt worden waren und meistens ein ziemlich hoher Prozent ausgepflanzt werden konnte (vergl. Tabelle 2 und Tabelle 21!), die Zahlen in den spaltenden Generationen dem Verhältnis 3 : 1 sehr nahe kamen (Tabelle 21).

Das Resultat in  $F_3$  nach XIV—30 zeigt Tabelle 21. Von den 9 selbstbestäubten farbigen  $F_2$ -Pflanzen hatten 3 nur farbige Nachkommen und 5 farbige und weisse im Verhältnis 3 : 1. Eine, XIV—30—12, hatte so wenig Nachkommen (4), dass sie nicht mit Sicherheit klassifiziert werden konnte. Bei einer monohybriden  $F_2$ -Spaltung war das Verhältnis 1 : 2 zwischen der Zahl der konstanten farbigen und der Zahl der spaltenden  $F_3$ -Generationen zu erwarten. Unter 8  $F_3$ -Generationen waren also die theoretischen Zahlen 2,67 : 5,33 und die gefundenen 3 : 5, eine sehr gute Übereinstimmung. Die beiden weissen  $F_2$ -Pflanzen hatten, wie zu erwarten war, nur weisse Nachkommen.

TABELLE 21.  $F_3$  nach XIV—30.

$F_2$ -Pflanze	$F_3$ gefunden		$F_3$ berechnet		Abweichung	Mittlerer Fehler
	farbig	weiss	farbig	weiss		
XIV—30—5, farbig	18	0	18	0	—	—
XIV—30—8, »	24	0	24	0	—	—
XIV—30—2, »	23	0	23	0	—	—
Summe	65	0	65	0	—	—
XIV—30—12, farbig	4	0	?	?	—	—
XIV—30—1, farbig	27	8	26,25	8,75	+ 0,75	—
XIV—30—3, »	24	11	26,25	8,75	— 2,25	—
XIV—30—6, »	10	1	8,25	2,75	+ 1,75	—
XIV—30—11, »	10	6	12	4	— 2	—
XIV—30—13, »	14	5	14,25	4,75	— 0,25	—
Summe	85	31	87	29	— 2	$\pm 4,664$
XIV—30—9, weiss	0	37	0	37	—	—
XIV—30—10, »	0	32	0	32	—	—
Summe	0	69	0	69	—	—

## Übersicht über die Gene der Blütenfarbe.

A—a, aa-Pflanzen sind mehr oder weniger gelb. A unterdrückt die gelbe Färbung.

B—b, B bewirkt schwachviolette Farbe.

C—c, CC-Pflanzen sind rosa, Cc-Pflanzen schwach rosa, fast weiss.

D—d, D gibt mit B oder C zusammen violette Farbe, allein hat es keine sichtbare Wirkung.

E—e, E bewirkt rote Farbe.

F—f, F gibt mit E zusammen den Typus rot, Seitenränder hell, hat allein keine sichtbare Wirkung.

G—g, G gibt einen roten Fleck, der bei GG-Pflanzen meistens grösser ist als bei Gg-Pflanzen.

H—h, H macht mit G zusammen einen grösseren Fleck als G allein und homozygotisch meistens einen grösseren als heterozygotisch. Mit gg zusammen hat H keine sichtbare Wirkung.

I—i, I gibt rosa-violette Farbe aber wahrscheinlich nur bei Gegenwart von B.



*Wahrscheinliche Konstitution der P-Pflanzen.*

1917—1—5	<i>AAEEFf</i> , rot, Seitenränder hell.
1917—1—7	<i>AABbEeFF</i> , rot, Seitenränder schwachviolett.
1917—5—4	<i>BbCCddEeffGgHh</i> , rot.
1917—8—6	<i>AAEEff</i> , rot.
1917—9—6	<i>aabbccddeEFFgg</i> , gelb, mit schwachem roten Fleck.
1917—13—5	<i>AABbCcDDeeegg</i> , violett.
1917—13—a	<i>AAbbCCDDDeeffgg</i> , violett.
1917—17—6	<i>AABbCcdddeegg</i> , schwachviolett.
1917—19—6	<i>aaBBccddeegg</i> , gelb, rot gefleckt.
1917—20—5	<i>AAbbccDDeeegg</i> , weiss.
1917—26—a	<i>BbCcdddeFfGghh</i> , schwachviolett, rot gefleckt.
1917—19—6—3	<i>aaBBccddeegg</i> , gelb, rot gefleckt.
1917—26—a—12	<i>AAbbccddeeggGghh</i> , weiss, rot gefleckt.

*Übersicht über die Resultate.*

Die jetzt behandelten Kreuzungen in bezug auf die Blütenfarbe zeigen, dass hier überall regelmässige Spaltungen vorkommen und dass keine solche Komplikationen wie in der Gattung *Oenothera* vorhanden sind. Fast überall wurden Zahlen erhalten, die, wenn einzelne Merkmalspaare berücksichtigt werden, den Mendelzahlen sehr gut entsprechen. Die Spaltungen waren aber nicht immer von einander unabhängig, sondern hier, wie in den meisten genauer untersuchten Spezies, kamen Koppelungen verschiedener Gene vor. Es wurden in den erwähnten Kreuzungen folgende Koppelungen nachgewiesen:

*B* und *E* ungefähr im Verhältnis 6 *BE* : 1 *Be* : 1 *bE* : 6 *be*,

*E* und *g* in noch nicht festgestelltem Verhältnis,

*C* und *f* auch in noch nicht festgestelltem Verhältnis.

Für die übrigen vier Gene ist eine Koppelung bis jetzt nicht nachgewiesen worden, und vielleicht werden sie alle von anderen Farbgenen unabhängig vererbt, obgleich das Material noch nicht genügend analysiert ist um feste Schlüsse hierüber zu erlauben. Da miteinander gekoppelten Gene in demselben Chromosom liegen, kann man schliessen, dass *B*, *E* und *G* in demselben Chromosomenpaare, während *C* und *F* beide in einem anderen liegen. Man würde also aus dem Verhalten der Farbgene den Schluss ziehen müssen, dass *G. Whitneyi* wahrscheinlich wenigstens 6 Chromosomenpaare besitzt. Soviel ich weiss, ist die Chromosomenzahl bei *Godetia* noch nicht genau festgestellt, wenigstens gibt TISCHLER (1917) nichts darüber an.

Eine gewisse Parallele mit *Antirrhinum* (BAUR 1910, 1919) bietet das Verhalten der gelben Pflanzen. Bei *Antirrhinum* kommt eine Serie Farben auf Gelb, eine andere entsprechende auf Elfenbein (gelblich-weiss) vor. Auch bei *G. Whitneyi* kommt fast dieselbe Serie von Farbentypen mit Gelb (rot vielleicht ausgenommen) und ohne Gelb vor. Bei beiden ist nur oder hauptsächlich der distale Teil der Blüte gelb und der gelbe Typus rezessiv. Bei *Antirrhinum* ist aber eine rezessive weisse Form vorhanden, während mir bei *G. Whitneyi* eine solche nicht bekannt ist, und bei *Antirrhinum* wird die Farbennuance durch das Gelb verändert, während bei *G. Whitneyi* das Gelb als rein Gelb neben der Anthocyanfarbe auftritt. Auch hat in *Antirrhinum* der Gelbfaktor eine vergrössernde Wirkung auf die Blüte, da die rezessiv weissen kleinblütiger sind, bei *G. Whitneyi* sind dagegen die gelben Blüten im Mittel die kleinsten wie im Abschnitt Blütengrösse näher erwähnt werden wird.

Interessant ist, dass bei *G. Whitneyi* anscheinend vier Gene, *B*, *C*, *E* und *G*, allein Anthocyanfarbe hervorbringen können, während dazu in den meisten Fällen sonst (Beispiele bei WHELDALE 1916) zwei Gene zusammen nötig sind, welche Grundfaktoren für Anthocyanfarbe sind. Vielleicht ist bei der weissen *Whitneyi*-Form ein solches Gen vorhanden, mit welchem die genannten vier Gene jedes für sich allein Anthocyanfarbe hervorbringen können. Da die weisse Form kein »Albino« ist sondern Anthocyanfarbe z. B. in vegetativen Teilen, den Antheren und alternden Blütenblättern hervorbringen kann, ist dies sehr wahrscheinlich. Eine Parallele bietet das Verhalten bei *Collinsia bicolor*, wo ich (RASMUSON 1920 a) durch Kreuzung zweier fast rein weiss blühenden Formen violettblühende Pflanzen erhielt. Hier besass nämlich die eine weissblütige Form etwas Anthocyan in den vegetativen Teilen, während die andere rein grün war. Man würde danach vielleicht auch bei *G. Whitneyi* eine weissblütige, anthocyanfreie Form erwarten, die bei Kreuzung mit der schon bekannten weissen Form Pflanzen mit anthocyanfarbigen Blüten geben würde. Die Gene *D*, *F*, *H* und wahrscheinlich auch *I* haben allein keine sichtbare Wirkung sondern nur bei Gegenwart anderer bestimmter Gene.

Im vorigen habe ich fast immer von Dominanz gesprochen, auch wenn es vielleicht richtiger wäre, von Epistasie zu sprechen, da aber dieser Ausdruck nur wenig benutzt wird und mir ziemlich überflüssig erscheint, habe ich ihn hier gar nicht verwendet. Auch wenn die Dominanz nicht ganz vollständig war, habe ich meistens jedoch von Dominanz gesprochen, sobald der eine Typus deutlich, wenn auch

etwas geschwächt, hervortrat. Wahrscheinlich liegt niemals bei Blütenfarben vollständige Dominanz vor, auch wenn es uns so erscheint, da aus den Versuchen von CORRENS (1903) hervorgeht, dass wir durch blosse oberflächliche Beobachtung uns sehr täuschen können.

### BLÜTENGROSSE.

In der  $F_2$ -Generation nach der Pflanze III—4 fand ich ziemlich beträchtliche Unterschiede in der Blütengrösse (Fig. 2, 7—10) und ich kam deswegen auf den Gedanken festzustellen, ob diese genotypischer Natur oder nur Modifikationen waren. Mehrere  $F_2$ -Pflanzen mit ganz



Fig. 2. Blüten verschiedener Pflanzen in  $F_2$  nach III—4. Obere Reihe: III—4—19, III—4—20. Untere Reihe: III—4—18, III—4—15, III—4—17.

verschiedener Blütengrösse wurden zu diesem Zwecke unter gewöhnlicher Kontrolle selbstbestäubt. Ausserdem wurde von jeder einzelnen  $F_2$ -Pflanze die Länge eines Kronenblattes festgestellt, wobei immer wohlentwickelte Blüten genommen wurden. Im folgenden Jahre, 1920, wurden die durch Selbstbestäubung entstandenen Samen der beiden  $P$ -Pflanzen (die Kreuzung III war 1917—5—4  $\times$  1917—26—a) sowie die durch Kreuzung entstandenen von 1917—5—4 ausgesät und später die Blüten der einzelnen Pflanzen gemessen und zwar ein Kronenblatt von jeder vorhandenen Blüte. In ähnlicher Weise wurden die Blüten zahlreicher  $F_3$ -Pflanzen nach verschiedenen  $F_2$ -Pflanzen gemessen. Diese Messungen sind in den Tabellen 22—25 mitgeteilt.



TABELLEN 22—25. BLÜTENGROSSE IN KREUZUNG III.  
1917—5—4 × 1917—26—a.

TABELLE 22. Kreuzung III. Nachkommen der P-Pflanzen.

Bezeichnung der Pflanze	Gemessen	Länge je eines Kronenblattes der einzelnen Blüten	Mittel der Pflanze
1917—5—4, selbstbefr.			
—a	<sup>9</sup> / <sub>9</sub> 1920	22, 23, 27,	24,0
—b	»	25, 28, 30,	27,7
—c	»	30, 30,	30,0
Mittel	—	— —	27,23
1917—26—a, selbstbefr.			
—b	<sup>15</sup> / <sub>9</sub> 1920	29, 33,	31,0
—n	»	31,	31,0
—a	»	29, 34,	31,5
—e	»	30, 31, 32, 33, 34,	32,0
—o	»	31, 32, 33,	32,0
—m	»	32, 34,	33,0
—g	»	34,	34,0
—c	»	35,	35,0
—h	»	33, 34, 36, 37, 37, 37, 37, 39,	36,3
—d	»	35, 36, 36, 36, 37, 39,	36,5
—f	»	33, 40,	36,5
Mittel	—	— —	33,53

TABELLE 23. Kreuzung III. F<sub>1</sub>.

Bezeichnung der Pflanze	Gemessen	Länge je eines Kronenblattes der einzelnen Blüten	Mittel der Pflanze
III ..... —e	<sup>9</sup> / <sub>9</sub> 1920	30,	30,0
—f	»	31,	31,0
—g	»	32,	32,0
—h	»	32,	32,0
—i	»	33,	33,0
—j	»	26, 33, 35, 36,	33,3
—k	»	31, 32, 32, 32, 33, 33, 35, 35, 35, 36,	33,4
—l	»	31, 32, 32, 34, 35, 35, 36, 37,	34,0
—m	»	35, 35,	35,0
—n	»	32, 35, 35, 35, 36, 36, 37, 37, 37, 38,	35,8
Mittel	—	— —	32,95

Die Mittel der Nachkommen der beiden *P*-Pflanzen waren 1920 27,<sup>23</sup> bzw. 33,<sup>53</sup> mm, und also war ein kleiner Unterschied in der Blütengrösse vorhanden. Bei der kleinen Zahl der Individuen braucht er ja nicht von grosser Bedeutung zu sein, auffallend ist aber, dass die grösste Zahl eines Nachkommen von 1917—5—4 kleiner ist als die kleinste eines Nachkommen von 1917—26—a. Es ist deswegen sehr wohl möglich, dass dieser Unterschied genotypischer Natur ist, und dies ist sogar sehr wahrscheinlich, da im Samenverzeichnis die Sorte, welcher der Pflanze 1919—26—a gehörte, als grossblütig bezeichnet wurde.

Die *F*<sub>1</sub>-Pflanzen stehen im Mittel den Nachkommen von 1917—26—a sehr nahe, und man würde also annehmen können, dass, wenn der Unterschied wirklich genotypisch ist, der

TABELLE 24. Kreuzung III. *F*<sub>2</sub> nach III—4.

F a r b e n t y p u s	B l ü t e n l ä n g e i n m m																								Mittel			
	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47		48	49	
rot, Seitenränder hell.....	—	—	—	2	3	3	3	1	6	9	9	7	10	11	11	6	9	10	13	7	8	10	4	1	2	3	1	
» » , gelb .....	—	2	1	3	3	1	4	1	1	2	3	1	—	1	4	2	—	2	2	—	—	—	—	1	—	—	37,577	
rot .....	—	—	1	—	—	1	4	2	2	4	2	5	9	5	7	2	4	3	6	2	1	1	1	1	—	2	33,382	
schwachviolett .....	—	—	—	—	—	—	—	1	3	—	1	1	1	1	1	—	—	1	1	—	2	—	4	—	2	—	37,453	
» » , gelb .....	1	—	—	—	—	1	—	—	—	1	—	—	—	—	2	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	38,895	
rosa .....	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	2	1	4	2	—	1	2	1	2	1	1	—	—	1	1	—	34,167
» » , gelb .....	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	39,316	
rosa Punkte und Striche .....	—	—	1	—	—	1	—	—	—	1	—	—	1	1	1	1	—	1	—	1	1	—	1	—	—	—	37,000	
» » » , gelb .....	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	36,900	
weisslich .....	—	—	1	—	—	—	1	1	—	2	—	1	—	—	1	1	1	1	1	—	—	1	—	1	—	—	35,000	
» » , gelb .....	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	36,308	
Summe aller Pflanzen .....	2	3	5	6	6	8	10	12	20	16	17	18	26	23	22	14	18	21	22	13	15	6	8	4	8	1	37,083	
» » ohne Gelb .....	—	1	4	3	3	6	6	9	17	13	13	17	26	21	16	12	18	19	18	12	14	6	7	4	8	1	37,686	
» » mit Gelb .....	2	2	1	3	3	2	4	3	3	3	3	4	1	—	2	6	2	—	2	4	1	1	—	1	—	—	33,780	

grössere Typus annähernd dominiert. Die Zahlen der  $F_1$ -Pflanzen sowie die der Nachkommen der  $P$ -Pflanzen sind wahrscheinlich alle zu klein im Vergleich mit denjenigen der später zu erwähnenden  $F_2$ -Pflanzen, obgleich diese in demselben Jahre erhalten wurden, da jene

Zahl der  
Indivi-  
duen

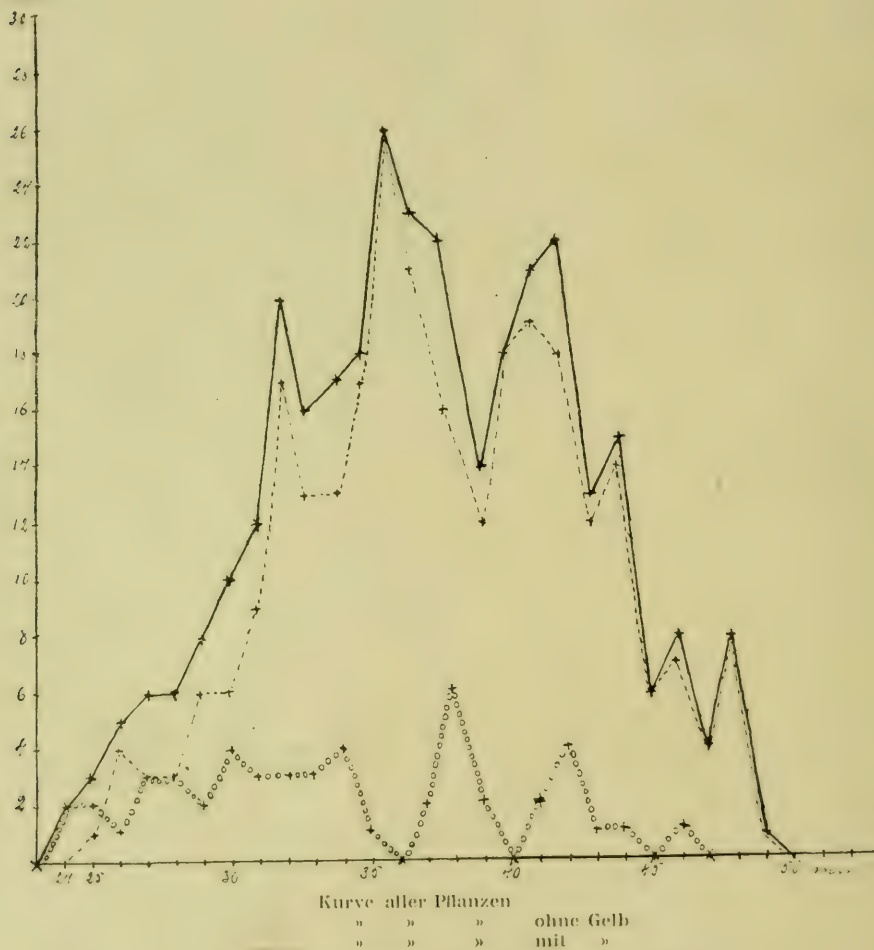


Fig. 3. Kurven der Blütengrösse in  $F_2$  nach III—4.

Pflanzen spät gesät und ausgepflanzt wurden und deswegen verhältnismässig klein und schwach blieben.

In  $F_2$  trat eine deutliche Spaltung ein, wie die Tabelle 24 zeigt. Die Blüten variierten kontinuierlich zwischen 24 und 49 mm. Zwar sind diese Zahlen wenig sicher, da nur ein einziges Kronenblatt jeder



TABELLE 25. Kreuzung III.  $F_3$ .

Bezeichnung der Pflanze	Gemessen	Länge je eines Kronenblattes der einzelnen Blüten	Mittel der Pflanze
$F_2$ III—4—17, gelb. ....	1919	24,	24,0
$F_3$ III—4—17, selbstbefr.			
—8	<sup>29</sup> / <sub>7</sub> 1920	26, 27, 28, 28, 30, 31,	28,3
—5	»	26, 27, 28, 28, 28, 30, 31,	28,3
—1	»	27, 29, 31, 31, 32, 35, 35, 36, 37,	32,6
—7	»	31, 31, 32, 32, 33, 34, 35, 35, 36, 36,	33,5
—3	»	30, 31, 34, 34, 35, 37,	33,5
—2	»	32, 32, 32, 33, 34, 35, 35, 36, 36,	33,9
—4	»	33, 33, 33, 34, 34, 34, 34, 35, 36, 37,	34,3
—6	»	34, 34, 35, 35, 35, 36, 36, 38, 40, 41,	36,4
Mittel	—	— — —	32,60
$F_2$ III—4—15, gelb. ....	1919	24,	24,0
$F_3$ III—4—15, selbstbefr.			
—5	<sup>29</sup> / <sub>7</sub> 1920	28, 29, 30, 30, 30, 31, 31, 31, 33, 33,	30,6
—1	»	30, 31, 31, 32, 32, 33, 33, 33, 36, 36,	32,7
—3	»	30, 30, 31, 32, 32, 34, 34, 36, 36, 36,	33,1
—2	»	31, 32, 32, 33, 33, 35, 35, 36, 38, 39,	34,4
—6	»	33, 33, 34, 35, 36, 36, 36, 37, 37, 37,	35,4
—4	»	32, 33, 35, 35, 36, 36, 36, 37, 38, 39,	35,7
Mittel	—	— — —	33,65
$F_2$ III—4—6, gelb.....	1919	31,	31,0
$F_3$ III—4—6, selbstbefr.			
—11	<sup>15</sup> / <sub>8</sub> 1920	30, 31, 31, 31, 32, 32, 34, 36, 36,	32,6
—3	»	27, 28, 29, 30, 31, 32, 35, 37, 38, 39,	32,6
—7	»	36, 37, 38, 38, 39, 39, 39, 41, 41, 43,	39,1
—1	»	29, 34, 40, 41, 41, 43, 43, 44,	39,4
—9	»	37, 37, 39, 39, 41, 41, 43, 44,	40,1
Mittel	—	— — —	36,76
$F_2$ III—4—16, nichtgelb, spaltend .....	1919	35,	35,0
$F_3$ III—4—16, selbstbefr.			
—3	<sup>29</sup> / <sub>7</sub> 1920	36, 38, 38, 38, 39, 40, 41, 42,	39,0
—6	»	38, 38, 39, 40, 40, 42, 43, 43, 44, 44,	41,1
—2	»	41, 41, 41, 42, 42, 43, 44, 44, 44,	42,4
—5	»	39, 40, 41, 41, 43, 43, 44, 46, 46, 46,	42,9
—4	»	41, 42, 42, 42, 43, 43, 44, 44, 45, 45,	43,1
—7	»	39, 42, 42, 44, 44, 44, 45, 45, 45, 47,	43,7
—1	»	41, 42, 43, 44, 44, 44, 45, 45, 46, 47,	44,1
Mittel	—	— — —	42,33

Bezeichnung der Pflanze	Gemessen	Länge je eines Kronenblattes der einzelnen Blüten	Mittel der Pflanze
$F_2$ III—4—12, gelb.....	1919	38,	38,0
$F_3$ III—4—12, selbstbefr.	<sup>15</sup> / <sub>8</sub> 1920		
—7	»	31, 34, 35,	33,3
—3	»	30, 30, 40,	33,3
—1	»	32, 33, 40,	35,0
—4	»	38, 38, 42, 45, 47,	42,0
—6	»	47, 48, 50,	48,3
Mittel	—	— —	38,38
$F_2$ III—4—10, nicht-gelb, spaltend. ....	1919	40,	40,0
$F_3$ III—4—10, selbstbefr.	<sup>15</sup> / <sub>8</sub> 1920		
—6	»	33, 35, 37, 37, 38, 39, 40, 41,	37,5
—8	»	34, 37, 40, 42, 42, 43, 43, 45,	40,8
—9	»	35, 38, 40, 43, 43, 45,	41,0
—1	»	38, 39, 42, 44, 46,	41,8
—4	»	40, 41, 41, 41, 43, 44, 45, 45, 46, 46,	43,2
Mittel	—	— —	40,86
$F_2$ III—4—9, gelb. ....	1919	43,	43,0
$F_3$ III—4—9, selbstbefr.	<sup>15</sup> / <sub>8</sub> 1920		
—5	»	32, 35, 35, 35,	34,2
—8	»	30, 30, 33, 36, 36, 38, 39, 39,	35,1
—12	»	33, 33, 34, 35, 37, 40, 41,	36,1
—4	»	32, 34, 35, 37, 37, 38, 38, 40,	36,1
Mittel	—	— —	35,45
$F_2$ III—4—18, nicht-gelb, spaltend. ....	1919	43,	43,0
$F_3$ III—4—18, selbstbefr.	<sup>29</sup> / <sub>7</sub> 1920		
—1	»	38, 39, 40, 41, 43, 43, 44, 44,	41,5
—4	»	42, 44, 45, 45, 46, 46, 47, 48, 48,	45,7
—3	»	44, 45, 45, 46, 47, 47, 48, 49, 49, 50,	47,0
—2	»	45, 48, 49, 50, 50, 50, 50, 51, 51, 51,	49,5
Mittel	—	— —	45,93
$F_2$ III—4—1, nicht-gelb, konstant. ....	1919	44,	44,0
$F_3$ III—4—1, selbstbefr.	<sup>15</sup> / <sub>8</sub> 1920		
8	»	17, 22, 24, 24,	21,8
—4	»	25, 28, 29, 31, 31, 32, 32, 35, 35, 36,	31,4
—5	»	29, 30, 30, 34, 35, 36, 36, 37, 37, 38,	34,2

Bezeichnung der Pflanze	Gemessen	Länge je eines Kronenblattes der einzelnen Blüten	Mittel der Pflanze
—7	<sup>15</sup> / <sub>8</sub> 1920	34, 34, 36, 37, 39, 39, 40, 41, 43, 43,	38,6
—2	»	36, 38, 40, 41, 42, 43,	40,0
—3	»	34, 38, 40, 40, 41, 41, 42, 44, 48,	40,9
—1	»	37, 42, 45,	41,3
—6	»	38, 39, 39, 41, 42, 44, 46, 47, 47, 48,	43,1
Mittel	—	— —	36,41
<i>F</i> <sub>2</sub> III—4—5, nicht-gelb, konstant. ....	1919	45,	45,0
<i>F</i> <sub>3</sub> III—4—5, selbstbefr.			
—4	<sup>15</sup> / <sub>8</sub> 1920	16,	16,0
—5	»	20, 23, 25,	22,7
—8	»	22, 23, 27, 27,	24,8
—3	»	23, 25, 27,	25,0
—2	»	32,	32,0
—1	»	35, 40,	37,5
Mittel	—	— —	26,33
<i>F</i> <sub>2</sub> III—4—3, nicht-gelb, spaltend. ....	1919	45,	45,0
<i>F</i> <sub>3</sub> III—4—3, selbstbefr.			
—6	<sup>15</sup> / <sub>8</sub> 1920	26, 30, 32,	29,3
—5	»	27, 27, 29, 32, 32, 33, 34,	30,6
—1	»	30, 31, 31, 32,	31,0
—4	»	29, 33, 36, 37, 38, 38,	35,2
—8	»	37,	37,0
—7	»	38, 42, 42, 44, 45, 45, 45, 49,	43,8
—2	»	40, 44, 46, 48,	44,5
Mittel	—	— —	35,91
<i>F</i> <sub>2</sub> III—4—19, nicht-gelb, spaltend. ....		46,	46,0
<i>F</i> <sub>3</sub> III—4—19, selbstbefr.			
—1	<sup>30</sup> / <sub>7</sub> 1920	31, 31, 32, 33, 34, 36,	32,8
—5	»	38, 39, 39, 40, 40, 40, 41,	39,6
—2	»	41, 42, 46, 46, 46, 46, 47, 48, 48, 48,	45,8
—3	»	42, 43, 44, 45, 45, 48, 49, 50, 50, 52,	46,8
—7	»	45, 45, 48, 50, 50, 50, 51, 51, 52, 52,	49,4
—4	»	47, 47, 48, 50, 50, 50, 51, 51, 52, 53,	49,9
Mittel	—	— —	44,05



Bezeichnung der Pflanze	Gemessen	Länge je eines Kronenblattes der einzelnen Blüten	Mittel der Pflanze
$F_2$ III—4—20, nicht-gelb, konstant. ....	1919	48,	48,0
$F_3$ III—4—20, selbstbefr.			
—4	<sup>30/7</sup> 1920	29, 30, 31, 33, 33, 35,	31,8
—5	»	41, 41,	41,0
—7	»	40, 40, 41, 41, 42, 42, 43,	41,3
—3	»	40, 40, 41, 42, 43, 44, 44, 46,	42,5
—1	»	40, 42, 43, 43, 43, 47,	43,0
—6	»	44, 45, 45, 46, 46, 46, 47, 47, 48, 48,	46,2
—2	»	46, 48, 48, 50,	48,0
Mittel	—	— —	41,97
$F_2$ III—4—11, nicht-gelb, spaltend. ....	1919		
$F_3$ III—4—11, selbstbefr.			
—1	<sup>15/8</sup> 1920	34, 35, 35, 35, 38, 42,	36,5
—8	»	41, 42, 44, 44, 44,	43,0
—6	»	37, 41, 41, 43, 43, 44, 45, 47, 48,	43,2
—9	»	41, 41, 43, 43, 44, 45, 45, 46,	43,5
—10	»	46, 46, 46, 47, 49, 49, 51,	47,7
—4	»	45, 46, 46, 47, 47, 48, 51, 52,	47,8
Mittel	—	— —	43,62

Pflanze gemessen wurde. Immerhin geben sie annähernd die Spaltung wieder. Auffallend ist hier sofort, dass die gelben Individuen kürzere Kronenblätter als die übrigen desselben Farbentypus haben. Ich habe hier versucht die Typen auch bei den hellen Formen, die früher als »weiss bis rosa« oder »weisslich« bei den Zählungen über Blütenfarbe zusammengeführt wurden, zu klassifizieren um mehr Klassen zu bekommen, und auch bei jeder dieser Klassen waren die gelben immer im Mittel die kleinblütigsten. Auch wenn alle Pflanzen mit Gelb für sich und die ohne Gelb für sich zusammengestellt werden, ist der Unterschied im Mittel in derselben Richtung, nämlich  $3,906 \pm 0,878$ . Die Variabilität ist aber stark transgredierend, so dass sowohl grossblütige gelbe als auch kleinblütige nichtgelbe Pflanzen vorkommen. Die Kurve der Blütengrösse (Fig. 3) zeigt bei allen Pflanzen und bei den Pflanzen ohne Gelb etwa dieselbe Form mit einem Hauptgipfel und einigen kleineren Gipfeln, bei den gelben hat sie dagegen keinen grösseren Gipfel sondern läuft mit einigen Unterbrechungen der Basis fast parallel.



vorkommen. Wenn wir aber von der  $F_3$ -Generation nach III—4—5 absehen, wo die Resultate wegen der sehr kleinen Zahl vorhandener und untersuchter Blüten sehr unzuverlässig sind, finden wir die kleinsten Zahlen in  $F_3$  nach den kleinblütigsten  $F_2$ -Pflanzen III—4—17 und III—4—15. Auch hatten die grossblütigsten  $F_2$ -Pflanzen III—4—20 und III—4—19 grossblütige  $F_3$ -Nachkommen. Sonst scheinen die Zahlen in  $F_3$  von der Blütengrösse der  $F_2$ -Pflanzen ziemlich unabhängig zu sein, und dies zeigt, dass die kontinuierliche Variabilität hauptsächlich durch Modi-

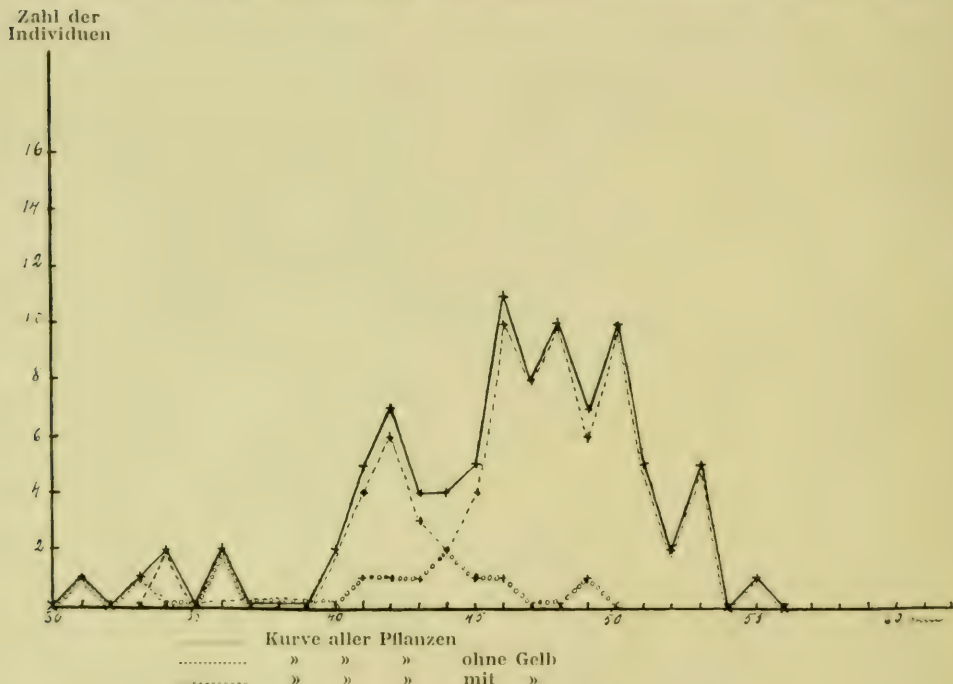


Fig. 4. Kurven der Blütengrösse in  $F_2$  nach V—1.

fikation und nicht durch eine grosse Zahl von polymeren Genen zustande kommt. Klarer werden aber die Resultate, wenn man die Farbe der Pflanzen berücksichtigt. Die Mittel der konstant gelben Generationen nach III—4—17 (32,60), III—4—15 (33,65), III—4—6 (36,76), III—4—12 (38,38) und III—4—9 (35,45) sind meistens niedriger als die der spaltenden nach III—4—16 (42,33), III—4—10 (40,86), III—4—18 (45,93), III—4—3 (35,91), III—4—19 (44,05) und III—4—11 (43,62) und die der konstant nichtgelben nach III—4—1 (36,11) und III—4—20 (41,97), obgleich auch hier Ausnahmen vorkommen. Auch hier ist also die Wirkung der Genenkonstitution deutlich bemerkbar.



TABELLE 27. Kreuzung V.  $F_3$ .

Bezeichnung der Pflanze	Gemessen	Länge je eines Kronenblattes der einzelnen Blüten	Mittel der Pflanze
$F_2V-1-7$ , gelb .....	1919	34,	34,0
$F_3V-1-7$ , selbstbefr.	$20/8$ 1920	27, 28, 30, 32, 35, 37, 40, 40, 43,	34,7
—3	»	37, 38,	37,5
—4	»	38,	38,0
—7	»	38, 39, 40, 42, 42, 44,	40,8
—1	»	42,	42,0
—6	»		
Mittel	—	— —	38,60
$F_2V-1-1$ , gelb .....	1919	36,	36,0
$F_3V-1-1$ , selbstbefr.	$20/8$ 1920	35, 37, 41, 43,	39,0
—2	»	38, 39, 41, 42, 43, 44, 45, 45,	42,1
—18	»	38, 39, 41, 41, 44, 45, 46, 47, 48, 48,	43,7
—22	»	39, 40, 46, 56,	45,3
—17	»	42, 43, 44, 46, 46, 46, 46, 48, 48, 48,	45,7
—4	»	39, 50, 50,	46,3
—15	»	40, 47, 47, 53,	46,8
—14	»	37, 46, 49, 50, 54,	47,2
—20	»	44, 46, 47, 47, 51, 51, 52, 53, 53, 55,	49,9
—21	»	46, 47, 48, 49, 49, 50, 50, 52, 53, 55,	49,9
—24	»		
Mittel	—	— —	45,59
$F_2V-1-13$ , gelb. ....	1919	44,	44,0
$F_3V-1-13$ , selbstbefr.	$20/8$ 1920	26, 28, 30, 31, 33, 34,	30,3
—8	»	31, 39, 42, 42, 44, 47, 51,	42,3
—5	»	40, 42, 42, 43, 43, 43, 45, 46, 48,	43,6
—9	»	36, 42, 43, 45, 46, 48, 48,	44,0
—14	»	43, 44, 44, 44, 46, 46, 48, 51,	45,8
—2	»	36, 40, 45, 45, 48, 50, 51, 53, 54, 55,	47,7
—13	»	42, 45, 46, 48, 48, 51, 51, 52,	47,9
—12	»	40, 45, 47, 50, 51, 51, 54, 54,	49,0
—1	»	46, 46, 47, 47, 48, 48, 51, 52, 53, 53,	49,1
—10	»	48, 49, 50, 53,	50,0
—3	»		
Mittel	—	— —	44,97
Mittel der drei $F_3$ -Generationen nach gelben $F_2$ -Pflanzen .....	—	— —	43,05

Bezeichnung der Pflanze	Gemessen	Länge je eines Kronenblattes der einzelnen Blüten	Mittel der Pflanze
$F_2V-1-10$ , nicht-gelb, spaltend. ....	1919	41,	41,0
$F_3V-1-10$ , selbstbefr.			
—2	<sup>20</sup> / <sub>8</sub> 1920	35, 35, 37, 42, 43, 49, 53,	42,0
—5	"	34, 39, 44, 45, 52,	42,8
—16	"	41, 43, 45, 47, 47, 48, 50,	45,9
—9	"	32, 50, 52, 53,	46,8
—1	"	38, 41, 45, 52, 52, 54,	47,0
—6	"	42, 47, 48, 54, 55,	49,2
—21	"	43, 45, 51, 52, 54, 56,	50,2
—11	"	47, 50, 50, 50, 54, 55,	51,0
—3	"	41, 47, 52, 52, 55, 62,	51,5
—10	"	50, 51, 51, 55,	51,8
Mittel	—	— —	47,82
$F_2V-1-11$ , nicht-gelb, spaltend. ....	1919	42,	42,0
$F_3V-1-11$ , selbstbefr.			
—12	<sup>20</sup> / <sub>8</sub> 1920	40, 40, 42, 44, 45, 47, 54,	44,6
—1	"	40, 42, 42, 44, 45, 47, 48, 48, 49, 50,	45,5
—4	"	40, 43, 48, 48, 49, 49,	46,2
—3	"	40, 43, 46, 49, 50, 51, 52,	47,3
—7	"	36, 44, 45, 46, 50, 52, 53, 54,	47,5
—8	"	43, 44, 47, 48, 49, 51, 52,	47,7
—2	"	45, 46, 48, 49, 50, 50, 52, 52, 56,	49,8
—14	"	47, 48, 50, 50, 51, 53, 56,	50,7
—10	"	43, 49, 51, 54, 55, 55, 56,	51,9
—15	"	47, 48, 49, 50, 55, 55, 61,	52,1
Mittel	—	— —	48,33
$F_2V-1-4$ , nicht-gelb, konstant .....		44,	44,0
$F_3V-1-4$ , selbstbefr....			
—9	<sup>20</sup> / <sub>8</sub> 1920	30, 30, 42,	34,0
—8	"	38,	38,0
—11	"	29, 35, 45, 45,	38,5
—18	"	42,	42,0
—19	"	37, 43, 50,	43,3
—7	"	36, 40, 48, 49, 49,	44,4
—14	"	41, 43, 45, 46, 47,	44,4
—12	"	42, 48,	45,0
—1	"	42, 47, 50,	46,3
—17	"	41, 47, 49, 52,	47,3
—21	"	38, 45, 47, 48, 49, 50, 52, 53, 57, 58,	49,7
Mittel		— —	42,99

Bezeichnung der Pflanze	Gemessen	Länge je eines Kronenblattes der einzelnen Blüten	Mittel der Pflanze
$F_2V-1-6$ , nicht-gelb, konstant .....	1919	45,	45,0
$F_3V-1-6$ , selbstbefr.			
—5	$^{20}/_8$ 1920	32, 35, 37, 37, 39, 40, 47,	38,1
—7	»	37, 37, 45,	39,7
—3	»	36, 38, 41, 41, 42, 42, 45, 46, 46,	41,9
—1	»	37, 39, 43, 44, 45, 47,	42,5
—21	»	41, 46,	43,5
—10	»	41, 44, 44, 44, 44, 46, 46,	44,1
—6	»	40, 40, 46, 49, 51,	45,2
—2	»	36, 45, 47, 48, 50, 50,	46,0
—14	»	45, 48,	46,5
—11	»	44, 51, 52,	49,0
Mittel	—	— —	43,65
$F_2V-1-12$ , nicht-gelb, spaltend .....	1919	47,	47,0
$F_3V-1-12$ , selbstbefr.			
—2	$^{20}/_8$ 1920	36, 36, 38, 40, 41, 47,	39,7
—10	»	37, 41, 42, 42, 44, 44,	41,7
—5	»	39, 47, 47,	44,3
—18	»	37, 40, 42, 45, 45, 48, 48, 50,	44,4
—19	»	41, 42, 44, 45, 45, 46, 46, 48, 48, 50,	45,5
—4	»	40, 44, 44, 44, 45, 51, 52, 53,	46,6
—17	»	38, 42, 45, 47, 48, 49, 50, 50, 52,	46,8
—11	»	44, 44, 48, 49, 49, 50, 53, 55,	49,0
—1	»	46, 47, 47, 51, 52, 52, 55,	50,0
—7	»	46, 46, 48, 50, 51, 53, 53, 55,	50,3
Mittel	—	— —	45,83
$F_2V-1-5$ , nicht-gelb, spaltend .....	1919	53,	53,0
$F_3V-1-5$ , selbstbefr.			
—17	$^{20}/_8$ 1920	40, 41, 41, 45, 45, 50,	43,7
—19	»	43, 46, 49,	46,0
—20	»	39, 39, 42, 44, 46, 46, 48, 50, 57, 58,	46,9
—10	»	41, 45, 45, 47, 47, 49, 50, 52,	47,0
—5	»	33, 44, 46, 47, 49, 52, 53, 55, 55,	48,2
—6	»	41, 45, 46, 47, 48, 50, 51, 51, 52, 53,	48,4
—14	»	44, 45, 48, 48, 49, 51, 51, 51, 56, 58,	50,1
—3	»	44, 47, 49, 50, 50, 50, 52, 52, 54, 57,	50,5
—16	»	44, 46, 56, 58,	51,0
—18	»	46, 49, 49, 51, 51, 53, 54, 54, 56, 56,	51,9
Mittel	—	— —	48,37
Mittel der sechs $F_3$ -Ge- nerationen nach nicht- gelben $F_2$ -Pflanzen ...	—	— —	46,16



Möglicherweise ist noch ein anderer genotypischer Grössenunterschied vorhanden, da die in bezug auf die gelbe Farbe ähnlichen  $F_3$ -Generationen ganz verschiedene Mittel haben können. So z. B. die gelben nach III—4—17 (32,60) und III—4—12 (38,38), oder die nichtgelben spaltenden nach III—4—3 (35,91) und III—4—18 (45,93). Bei den letzteren würde die Verschiedenheit vielleicht teilweise durch die Spaltung erklärt werden können, da bei den gemessenen  $F_3$ -Pflanzen die Farbe nicht notiert wurde. Aber auch bei den konstant gelben und den konstant nichtgelben (nach III—4—1 36,41, nach III—4—20 41,97) sind die Unterschiede ziemlich gross und können hier nicht durch eine Farbenspaltung erklärt werden. Die Zahl der Pflanzen ist zwar in allen Fällen klein und die Modifikationen sind gross, da aber schon bei den nichtgelben Nachkommen der  $P$ -Pflanzen eine Verschiedenheit in der Blütengrösse vorhanden war, halte ich es dennoch für sehr wahrscheinlich, dass hier wenigstens noch ein anderes Genenpaar als  $A-a$  an der Spaltung beteiligt war.

Die Abhängigkeit der Blütengrösse von der gelben Farbe tritt auch in einer andern Kreuzung ( $V = 1917-9-6 \times 1917-1-7$ ) deutlich hervor. Hier habe ich aber nur bei  $F_2$ - und  $F_3$ -Pflanzen Messungen ausgeführt, da ich von der einen  $P$ -Pflanze, 1917—9—6, keine Nachkommen hatte. In  $F_2$  wurde von jeder Pflanze ein Kronenblatt, in  $F_3$  dagegen ein Kronenblatt von jeder vorhandenen Blüte mehrerer Individuen gemessen. Die Messungen sind in den Tabellen 26—27 mitgeteilt.

Auch hier begegnet uns in  $F_2$  dieselbe Erscheinung, dass die gelben Pflanzen im Mittel immer kürzere Blütenblätter als die nichtgelben haben, sowohl wenn die einzelnen Farbentypen für sich als auch wenn sie alle zusammen genommen werden. Der Unterschied zwischen dem Mittel aller gelben und demjenigen aller nichtgelben ist 6,042  $\pm$  1,006 also etwas grösser als bei der vorigen Kreuzung. In  $F_3$  sind die Unterschiede nicht gross. Nur in einem Falle, nach V—1—7, liegt das Mittel unter 40, hier sind aber nur wenige Blüten gemessen und das Mittel ist deshalb unsicher und vielleicht zu klein, da wenn wenig Blüten an einer Pflanze vorkamen, diese im allgemeinen schlecht entwickelt war. Ein wirklicher Unterschied besteht aber auch hier zwischen den Nachkommen der gelben und denjenigen der nichtgelben  $F_2$ -Pflanzen. Das Mittel der gelben  $F_3$ -Generationen war 43,05 und also beinahe so niedrig wie das niedrigste Mittel der einzelnen nichtgelben  $F_3$ -Generationen, 42,99. Das Mittel aller dieser war 46,16 und also 3,13 höher als das Mittel der gelben. Wenn auch die unsichere Zahl bei

V—1—7 es möglich macht, dass das Mittel der gelben etwas höher liegen würde, so ist jedoch auffallend, dass von den sechs nichtgelben oder spaltenden  $F_3$ -Generationen nur zwei (merkwürdigerweise beide konstant nichtgelben, was durch die sehr kleine Zahl der gelben Individuen in den spaltenden  $F_3$ -Generationen wahrscheinlich erklärt werden kann) ein niedrigeres Mittel als die beiden höchsten der gelben  $F_3$ -Generationen haben. Es ist also sicher, dass auch bei dieser Kreuzung die gelbe Farbe ähnliche Einwirkung auf die Blütengrösse wie bei der Kreuzung III hat. Ob ausserdem noch ein Genenunterschied in bezug auf die Blütengrösse hier vorhanden war, ist noch unsicher, auch hier gehörte aber eine der *P*-Pflanzen (1917—1—7) einer als grossblütig bezeichneten Sorte. Rein phaenotypisch war aber der Grössenunterschied in der Kreuzung V viel weniger auffallend als in der Kreuzung III.

Aus diesen Resultaten geht also mit Sicherheit hervor, dass die gelben Blüten kleiner sind als die nichtgelben. Dies ist von Interesse, weil in *Antirrhinum* umgekehrt der Gelbfaktor die Blüten vergrössert, da hier die rezessiven weissen kleinblütiger sind (BAUR 1919). Die Modifikationen sind bei *G. Whitneyi* sehr gross und hauptsächlich dadurch, nicht durch Polymerie, kommt die grosse kontinuierliche Variabilität zustande. Wahrscheinlich kommt jedoch noch ein anderes Genenpaar als  $A-a$  für den Unterschied in der Blütengrösse, besonders in der Kreuzung III, in Betracht.

#### GEFÜLLTE BLÜTEN.

Während bei meinem *amoena*-Material die Pflanzen mit gefüllten Blüten sehr häufig waren, habe ich nur in einem Falle bei *Whitneyi* wirklich gefüllte Blüten gefunden und zwar zuerst in einer  $F_2$ -Generation im Jahre 1919. Um festzustellen, wie oft Blüten mit mehr als 4 Kronenblätter bei *Whitneyi* vorkommen, habe ich 1920 eine Zählung bei einer grossen Zahl von Blüten ausgeführt. In 46 *Whitneyi*-Parzellen wurden vom Gärtner, um unbewusste Selektion meinerseits zu vermeiden, etwa zehn Blüten jeder Parzelle genommen, und von diesen Blüten habe ich die Zahl der Kronenblätter festgestellt. Das Resultat war, dass von den 425 untersuchten Blüten nur eine 5 und eine 3 Kronenblätter, alle die übrigen dagegen 4 besaßen. Das Vorkommen überzähliger Blüten in normalen Parzellen (als Modifikation) muss deshalb als sehr selten bezeichnet werden.

Im Jahre 1919 hatte ich in  $F_2$  der Kreuzung X (1917—20—5 ×

1917—1—5) eine Pflanze mit einer überzähligen Blüte beobachtet. Die Zahl der Kronenblätter wurde nicht notiert, da ich die Erscheinung nur für eine Modifikation hielt. Im folgenden Jahre fand ich in der Nachkommenschaft dieser Pflanze nur Individuen mit einer grösseren oder kleineren Zahl überzähliger Blüten, und ich habe deswegen eine eingehende Untersuchung der verwandten Formen ausgeführt.

Die beiden  $P$ -Pflanzen und die  $F_1$ -Pflanze selbst habe ich natürlich jetzt nicht mehr untersuchen können. Dagegen hatte ich sowohl Nachkommen der  $P$ -Pflanze 1917—20—5 als auch neue  $F_1$ -Pflanzen, während ich von der anderen  $P$ -Pflanze dieses Jahr keine Nachkommen besass. Die vier Nachkommen von 1917—20—5 sowie alle  $F_1$ -Pflanzen besaßen nur ganz einfache Blüten, während natürlich die Möglichkeit vorhanden ist, dass die Nachkommen von 1917—1—5 gefüllte gehabt haben könnten.

In  $F_2$  kam wie schon erwähnt eine Pflanze vor, die wenigstens eine überzählige Blüte besass. Bei den übrigen wurde 1919 keine solche bemerkt, sie wurden aber in dieser Hinsicht nicht genau untersucht. Das Resultat in  $F_3$  zeigt die Tabelle 28. Die  $F_2$ -Pflanze mit der überzähligen Blüte, X—2—6, hatte 5 Nachkommen, die alle mehr oder weniger stark gefüllte Blüten trugen, und die  $F_2$ -Pflanze muss also genotypisch gefüllt gewesen sein. Es kamen zwar auch einfache Blüten vor, diese waren aber nicht zahlreicher als die überzähligen. Bei einer Pflanze war sogar keine 4-zählige und auch keine 5-zählige vorhanden. Eine andere Pflanze war in der Weise eigentümlich, dass sie zwei Hauptzweige trug und, während die Blüten des erstblühenden Zweigs alle ziemlich stark gefüllt waren, waren die Blüten des später blühenden Zweigs anfangs ganz einfach, später traten aber auch 5-zählige auf. Dies zeigt, dass der Charakter „gefüllt“ in ihrer Ausbildung bedeutend modifiziert werden kann, wie es schon für andere Spezies bekannt ist (DE VRIES 1901).

Die  $F_3$ -Generationen nach anderen  $F_2$ -Pflanzen gaben verschiedene Resultate. In zwei (nach X—2—7 und X—2—4) kamen gar keine bzw. nur eine einzige Pflanze mit irgend einer überzähligen Blüte vor, dagegen kamen hier *mehrere Blüten mit nur 3 Kronenblättern* und zwar bei verschiedenen Pflanzen vor. Das Mittel der  $F_3$ -Pflanzen wurde deshalb kleiner als 4. Da eine solche 3-zählige Blüte bei der erwähnten Zählung nur einmal unter 425 Blüten vorkam, wird wahrscheinlich hier eine genotypische Neigung zur 3-Zähligkeit vorhanden sein. Leider bekam ich von keiner dieser Pflanzen Samen,



TABELLE 28. Kreuzung X.  $F_2$  und  $F_3$ .

Bezeichnung der Pflanze	Farbe der Pflanze	Gezählt	Zahl der Kronenblätter der einzelnen Blüten	Mittel der Pflanze
$F_2X-2-4$ .....	weiss	nicht gez.		
$F_3X-2-4$ , selbstbefr.				
—a	»	$^{17}/_9$ 1920	3, 3, 3, 3, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	3,6
—b	»	»	3, 4, 4, 4, 4,	3,8
—c	»	»	3, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	3,9
—d	»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—e	»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—f	»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—g	»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—h	»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—i	»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 6,	4,2
Mittel	—	—	— —	3,94
$F_2X-2-7$ .....	rotviolett	nicht gez.		
$F_3X-2-7$ , selbstbefr.				
—a	»	$^{17}/_9$ 1920	3, 4, 4, 4, 4,	3,8
—b	»	»	3, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	3,9
—c	»	»	3, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	3,9
—d	»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—e	»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—f	»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—g	»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—h	»	»	4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—i	»	»	4, 4, 4, 4, 4,	4,0
Mittel	—	—	— —	3,96
$F_2X-2-5$ .....	rot, Seitenränder hell	nicht gez.		
$F_3X-2-5$ , selbstbefr.				
—a	»	$^{17}/_9$ 1920	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—b	»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—c	»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—d	»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—e	»	»	4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—f	»	»	4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—g	»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5,	4,1
—h	»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5,	4,1
Mittel	—	—	— —	4,03

Bezeichnung der Pflanze	Farbe der Pflanze	Gezählt	Zahl der Kronenblätter der einzelnen Blüten	Mittel der Pflanze
$F_2X-2-8$ .....	rotviolett	nicht gez.		
$F_3X-2-8$ , selbstbefr.				
—a	»	$17/9$ 1920	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—b	rosaviolett	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—c	rotviolett	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5,	4,1
—d	»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 5, 5,	4,3
—e	weiss	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 6,	4,3
—f	rosaviolett	»	4, 4, 4, 4, 4, 5, 5, 6, 6, 8,	5,0
Mittel	—	—	— —	4,28
$F_2X-2-6$ .....	rot		eine Blüte mit mehr als 4 Kr.	
$F_3X-2-6$ , selbstbefr.				
—3	»	$18/9$ 1920	4, 4, 4, 4, 4, 5, 5, 5, 5, 7,	4,7
—5	»	»	4, 4, 4, 4, 5, 5, 5, 6, 6, 9,	5,2
—1	»	»	4, 5, 5, 6, 6, 6, 7, 7, 8, 8,	6,2
—4	»	»	6, 7, 7, 8, 9, 9, 10, 10, 11, 12,	8,9
—2	»	»	5, 6, 6, 7, 10, 10, 11, 11, 11, 12,	8,9
			4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 5,	
			(später blühender Zweig)	(4,2)
Mittel	—	—	— —	6,78

TABELLE 29. Kreuzung X. Kreuzungen von  $F_2$ -Pflanzen.

Bezeichnung der Pflanze	Farbe der Pflanze	Gezählt	Zahl der Kronenblätter der einzelnen Blüten	Mittel der Pflanze
$X-2-3 \times X-2-6$ ...	weiss $\times$ rot			
—a	rot, Seitenränder violett	$17/9$ 1920	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—b	»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—c	»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
Mittel	—	—	— —	4,0

Bezeichnung der Pflanze	Farbe der Pflanze	Gezählt	Zahl der Kronenblätter der einzelnen Blüten	Mittel der Pflanze
X—2—2 × X—2—6 ...	weiss × rot			
—a	rot, Seitenränder hell	17/9 1920	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—b	»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—c	»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—d	»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—e	»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—f	»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—g	»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—h	»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 5,	4,2
—i	»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 5,	4,2
Mittel	—	—	— —	4,04
X—2—4 × X—2—6 ...	weiss × rot			
—a	rot, Seitenränder hell	17/9 1920	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—b	»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—c	»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—d	»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—e	rot	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5,	4,1
—f	»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 5,	4,2
Mittel	—	—	— —	4,05

ich hoffe aber durch weitere Versuche die Frage, ob die 3-zählige Blüte hier genotypisch ist oder nicht, beantworten zu können.

Von den übrigen zwei  $F_3$ -Generationen bestand die eine aus 8 Pflanzen, von denen 6 nur 4-zählige, 2 aber je eine 5-zählige Blüte besaßen. Die andere bestand aus 6 Pflanzen, aber von diesen hatten nur 2 alle Blüten 4-zählig, bei den übrigen 4 war eine oder mehrere Blüten 5—8-zählig. Wenigstens eine dieser Pflanzen, X—2—8—f, muss als genotypisch gefüllt betrachtet werden, und hier ist also höchst wahrscheinlich eine genotypische Spaltung eingetreten. Die  $F_2$ -Pflanze X—2—8 muss also heterozygotisch gewesen sein.

Einige Kreuzungen zwischen der gefüllten  $F_2$ -Pflanze X—2—6 und anderen  $F_2$ -Pflanzen waren ausgeführt, und die Zahl der Kronenblätter bei den Pflanzen in drei solchen Kreuzungen wurde festgestellt (Tabelle 29). Von den 18 untersuchten Pflanzen besaßen 14 nur 4-zählige Blüten, die übrigen 4 dagegen je eine oder zwei 5-zählige.

Das Auftreten der gefüllten Pflanze in  $F_2$  wird man höchst



wahrscheinlich nicht als eine Mutationserscheinung sondern als eine Ausspaltung des rezessiven Typus nach einer Kreuzung betrachten müssen, da alle Resultate in  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $F_3$  und den  $F_2$ -Kreuzungen zeigen, dass der gefüllte Typus rezessiv ist. Die  $P$ -Pflanze 1917—1—5 wird genotypisch gefüllt (oder möglicherweise heterozygotisch einfach) gewesen sein, was, wie später gezeigt werden wird, durch die Artkreuzungen bestätigt wird. Wenn ein Gen für einfache Blüten  $M$  und sein Allelomorph  $m$  genannt wird, würde diese  $P$ -Pflanze  $mm$  (oder vielleicht  $Mm$ ) gewesen sein. 1917—20—5 war, wie aus allen Kreuzungen hervorgeht,  $MM$  und die  $F_1$ -Pflanze X—2  $Mm$ . In  $F_2$  wurde dann die Pflanze X—2—6 als gefüllte  $mm$ -Form ausgespaltet, und ihre Nachkommen wurden demnach alle  $mm$ , gefüllt. Dass nur eine  $F_2$ -Pflanze als gefüllt notiert wurde, wird wohl auf mangelnde Beobachtung beruhen, da nur die zu selbstbestäubenden Pflanzen, die 9 waren, etwas genauer untersucht wurden. Von den übrigen  $F_2$ -Pflanzen war X—2—8 sicher heterozygotisch,  $Mm$ , die anderen drei  $MM$  oder  $Mm$ . In letzterem Falle würden ja auch deutlich gefüllte Pflanzen in ihren Nachkommenschaften ausgespalten worden sein, dass dies nicht der Fall war, kann durch die kleine Zahl erklärt werden. Bei dem sonst so seltenen Auftreten von 5-zähligen Blüten scheint es mir wahrscheinlich, dass die vielen Pflanzen mit solchen hier Heterozygoten sind. Sonst würden ja die homozygotischen  $F_2$ -Pflanzen zahlreicher als die heterozygotischen sein, was mit der Theorie nicht übereinstimmen würde. Vielleicht ist durch die Neigung zur 3-Zähligkeit in gewissen  $F_3$ -Generationen auch eine Komplikation vorhanden.

Vielleicht würde es richtiger scheinen, hier eine dihybride Spaltung anzunehmen. Die gefundenen Zahlen würden in  $F_2$  und  $F_3$  besser damit übereinstimmen. Da aber bei 1917—20—5, wie aus den Artkreuzungen hervorgeht, nur ein Gen für einfache Blüten vorhanden war, müsste dann auch ein solches Gen bei 1917—1—5 vorhanden gewesen sein. Dies stimmt aber nicht mit den Resultaten der Kreuzung dieser Pflanze mit einer gefüllten *amoena*-Form und wird deswegen wenig wahrscheinlich. Ich halte darum die oben gegebene Erklärung für die richtige.

Die Resultate sind also sämtlich in guter Übereinstimmung mit der Annahme von vollständiger oder fast vollständiger Dominanz des einfachen Typus und einer wahrscheinlich einfachen genotypischen  $F_2$ -Spaltung.

*G. Whitney* ähnelt also in dieser Beziehung einigen anderen

Pflanzen wie *Nicotiana* (LODEWIJKS 1911), *Chelidonium majus* (DAHLGREN 1918, SAX 1918), *Primula sinensis* (GREGORY 1911, hier kommt auch ein zweiter genetisch nicht untersuchter gefüllter Typus vor) und *Dianthus barbatus* (SAUNDERS 1917), bei welchen Pflanzen die einfache Form über die gefüllte dominiert. Umgekehrt dominiert der gefüllte Typus mehr oder weniger bei *Dianthus caryophyllus*, *Mecconopsis cambrica* und *Althaea* (SAUNDERS 1917). In allen diesen Fällen kommt in  $F_2$  einfache Spaltung ohne irgendwelche Komplikationen vor. Auch in einer Artkreuzung von *Fuchsia* dominiert nach FRIMMEL (1920) die gefüllte Form, eine  $F_2$ -Generation ist aber hier nicht erzogen worden.

Kompliziertere Verhältnisse liegen bei *Begonia*, *Petunia* und *Matthiola* vor. In *Begonia* (BATESON and SUTTON 1919) dominiert die einfache Form, und in  $F_2$  werden wieder gefüllte Individuen ausgespaltet, aber in einer kleinen und stark variierenden Zahl. Als die Art *B. Davisii* in die Kreuzungen eingeführt wurde, wurden die Verhältnisse noch komplizierter, indem gefüllt  $\times$  *Davisii* (einfach) nur gefüllte und die reziproke Kreuzung einfache Pflanzen und solche mit Spuren von Petalodie gab. Die Pollenkörner von *Davisii* würden demnach alle die Anlage für Gefülltsein, die Eizellen wenigstens teilweise die Anlage für einfache Blüten haben, die Resultate sind aber noch nicht ganz klar. Bei *Matthiola* kommen gefüllte, völlig sterile Pflanzen und sowohl konstant einfache als auch immer gefüllte (etwa im Verhältnis 9 von 16) abspaltende einfache Rassen vor. Nach mehrjährigen Versuchen mit diesen Formen (BATESON, PUNNETT and SAUNDERS 1905, 1906, 1908, SAUNDERS 1910, 1911), ist Miss SAUNDERS zu den folgenden Hauptschlüssen gekommen. Der einfache Typus dominiert, wird aber nur durch das Zusammenwirken zweier Gene X und Y bewirkt, welche bei den konstant einfachen Sorten eine absolute, bei den Eizellen der immer gefüllte abspaltenden dagegen eine partielle Koppelung (7 : 1 oder 15 : 1) zeigen. Die Pollenkörner der immer spaltenden einfachen sind alle *xy*. GOLDSCHMIDT (1913) und FROST (1915) haben versucht die Resultate in anderer Weise zu erklären, jener als ein Fall geschlechtsbegrenzter Vererbung, dieser hauptsächlich durch die auch von GOLDSCHMIDT gemachte Annahme, dass bei den spaltenden einfachen Rassen auch die Anlage für einfache Blüten tragende Pollenkörner vorkommen aber befruchtungsunfähig sind. Miss SAUNDERS (1913, 1916 a) hat jedoch gezeigt, dass diese Hypothesen schlechter oder wenigstens nicht besser als ihre eigene den Tatsachen entsprechen, und ich gehe des-

wegen hier nicht genauer auf sie ein. *Petunia* würde nach der Auffassung von Miss SAUNDERS (1910, 1916 b) in einigen Beziehungen *Matthiola* ähneln, nämlich darin, dass einfach über gefüllt dominiere und dass die Pollenkörner und die Eizellen bei den einfachen Pflanzen verschieden veranlagt seien, indem die Pollenkörner alle gleich, die Eizellen dagegen verschieden seien, und sie ist geneigt auch hier mehr als einen Faktor anzunehmen, da bei Bestäubung mit Pollen von gefüllten Pflanzen die gefüllten in zu grosser Zahl auftreten. Dagegen sind in *Petunia* die gefüllten nicht völlig steril sondern besitzen tauglichen Pollen, und die Pollenkörner würden hier alle den dominanten Faktor (einfach), nicht wie in *Matthiola* den rezessiven, tragen. FROST (1915) hat aber gezeigt, dass die Tatsachen besser durch die Annahme, dass Gefülltsein dominiere und dass eine schwache selektive Elimination von »einfachen« Eizellen vorkomme, wodurch die Komplikationen wegfallen, erklärt werden können, und Miss SAUNDERS (1916 a) stellt sich seiner Theorie gegenüber nicht ganz abweisend.

Wir sehen also, dass der Charakter »gefüllte Blüten« bei verschiedenen Pflanzen eine ganz verschiedene genetische Grundlage haben kann, indem er zuweilen dominant, zuweilen rezessiv ist und zuweilen ganz einfache Verhältnisse, zuweilen aber sehr komplizierte zeigt.

Da mein Material an gefüllte *Whitneyi*-Pflanzen noch sehr klein ist, habe ich noch nicht feststellen können, ob der gefüllte Typus in irgend einem genetischen Zusammenhang mit anderen Charakteren, wie dies von LODEWIJKS (1911) für *Nicotiana*, Miss SAUNDERS für *Matthiola* (1911) gezeigt worden ist, und auch bei *G. amoena*, wie später näher erwähnt werden wird, der Fall ist.

#### BLATTFARBE.

In bezug auf die Blattfarbe kommen verschiedene Typen von *Whitneyi* vor, die aber schwer zu beschreiben und zu klassifizieren sind, da sie meistens in einander übergehen. Oft kann man einen Unterschied sicher feststellen, nur wenn man viele Nachkommen der betreffenden Pflanzen erzieht und diese Nachkommenschaften vergleicht. In dieser Weise ist es aber möglich zu beweisen, dass genotypische Unterschiede in der Blattfarbe bestehen.

Bei meinen Kreuzungen habe ich in wenigstens zwei Fällen Resultate erhalten, welche zeigen, dass genotypische Spaltung in bezug auf die Blattfarbe vorkommt, obgleich diese Spaltung wegen der Modifikationen und der Schwierigkeit die Pflanzen zu klassifizieren noch nicht genotypisch analysiert werden konnte.



Kreuzung X, 1917—20—5  $\times$  1917—1—5.

Da ich in  $F_2$  dieser Kreuzung im Jahre 1919 eine Spaltung in der Blütenfarbe bekam, habe ich im Jahre 1920 gleichzeitig Nachkommen der  $P$ -Pflanze 1917—20—5,  $F_1$ -Pflanzen und  $F_3$ -Pflanzen erzeugt um sie mit einander vergleichen zu können. Von der anderen  $P$ -Pflanze 1917—1—5 habe ich auch Samen ausgelegt, bekam aber gar keine Pflanzen.

Die Nachkommen von 1917—20—5 hatten graugrüne, ziemlich helle Blätter. Die  $F_1$ -Pflanzen waren dagegen ziemlich dunkel, und ich vermute deshalb, dass die  $P$ -Pflanze 1917—1—5 entweder genotypisch dunkler als 1917—20—5 war oder ein anderes Gen für Blattfarbe besass. In  $F_2$  trat 1919 eine Spaltung in verschiedene nicht klassifizierbare dunkelgrüne und grüne Nuancen ein, es kam aber auch eine Pflanze vor, die sehr hell grün, viel heller als 1917—20—5. war. Diese Pflanze X—2—5 stellte also einen ganz neuen Typus dar. Sie und mehrere andere  $F_2$ -Pflanzen, über deren Blattfarbe keine Notizen gemacht wurden, wurden für die Untersuchung über die Blütenfarben selbstbestäubt. In den 1920 erzeugten  $F_3$ -Generationen zeigte sich aber eine ganz verschiedene Blattfarbe, woraus hervorgeht, dass die  $F_2$ -Pflanzen in dieser Beziehung genotypisch verschieden waren.

Die Nachkommen der hellgrünen Pflanze X—2—5 waren alle hellgrün.

» » von X—2—7 waren grün,

» » » X—2—6 waren dunkelgrün,

» » » X—2—4 waren dunkelgrün, grün oder hellgrün.

Die Kreuzung X—2—2  $\times$  X—2—6 gab dunkelgrüne Pflanzen,

» » X—2—4  $\times$  X—2—6 gab dunkelgrüne und grüne Pflanzen.

»Hellgrün« bedeutet hier etwa dieselbe Nuance wie die von X—2—5. »grün« etwa wie die von 1917—20—5, »dunkelgrün« ungefähr wie die der  $F_1$ -Pflanzen, obgleich in bezug auf die beiden letzten kontinuierliche Abstufungen auch vorkamen. Die Resultate zeigen, dass X—2—5 genotypisch hellgrün, X—2—6 genotypisch dunkelgrün, X—2—7 genotypisch grün und X—2—4 heterozygotisch, in  $F_3$  wieder spaltend war. Eine genaue genotypische Analyse ist hier nicht möglich, da die Pflanzen nicht scharf klassifiziert werden konnten. Es ist deswegen sehr wohl möglich, dass auch X—2—6 und X—2—7 heterozygotisch waren, obgleich in ihren  $F_3$ -Generationen eine so deutliche Spaltung wie nach X—2—4 nicht festgestellt werden konnte. Da

hier ein ganz neuer Typus, der hellgrüne, auftrat, und in  $F_2$  unter 46 Individuen nur eine Pflanze dieses Typus vorhanden war, wird man wenigstens mit zwei Genen rechnen müssen, die an dieser Spaltung teilgenommen haben, und von denen je eins bei jeder  $P$ -Pflanze vorhanden war. Bei der hellgrünen  $F_2$ -Pflanze würden dann diese Gene durch ihre Allelomorphe ersetzt sein. Da die intermediären Individuen die zahlreichsten sind, ist wahrscheinlich vollständige Dominanz nicht vorhanden, sondern die Heterozygoten werden wohl eine Zwischenstellung, obgleich dem dunkeln Typus näher, einnehmen.

Auch die beiden Kreuzungen von  $F_2$ -Pflanzen stimmen gut mit den übrigen Resultaten überein. Von  $X-2-2$  hatte ich keine Nachkommen, von  $X-2-6$  waren sie ähnlich wie die  $F_1$ -Pflanzen dieser Kreuzung dunkelgrün. In der anderen Kreuzung  $X-2-4 \times X-2-6$  trat Spaltung in  $F_1$  in dunkelgrüne und heller grüne ein, was ja auch bei unvollständiger Dominanz des dunkelgrünen Typus zu erwarten war, da  $X-2-4$  heterozygotisch war.

*Kreuzung XIV, 1917—20—5  $\times$  1917—17—6.*

Auch von dieser Kreuzung wurde 1920 gleichzeitig Nachkommen der einen  $P$ -Pflanze 1917—20—5,  $F_1$ -Pflanzen und  $F_3$ -Pflanzen und ausserdem eine neue  $F_2$ -Generation erzeugt. Von der systematisch zweifelhaften  $P$ -Pflanze 1917—17—6 habe ich überhaupt keine Samen bekommen, sie war aber wenigstens ziemlich dunkelgrün wie auch die übrigen Pflanzen derselben Samensorte, die ich zum Vergleich 1920 erzeugt hatte. Die Nachkommen von 1917—20—5 waren, wie schon erwähnt, ziemlich hell, graugrün. Die  $F_1$ -Pflanzen waren ziemlich dunkelgrün, und in beiden  $F_2$ -Generationen, sowohl der von 1919 als der neuen von 1920, trat Spaltung in dunkelgrüne, heller grüne (etwa wie die Nachkommen von 1917—20—5) und Zwischenformen ein. Eine Klassifizierung war aber in keinem Falle möglich. Um festzustellen, ob die verschiedenen Typen nicht nur Modifikationen sondern wirklich genotypisch verschieden waren, habe ich 1919 die Farbe einiger  $F_2$ -Pflanzen und 1920 die Farbe der entsprechenden  $F_3$ -Generationen notiert und das folgende Resultat erhalten.

Die dunkelgrüne  $F_2$ -Pflanze XIV—30—5 hatte dunkelgrüne Nachkommen.

Die dunkelgrüne  $F_2$ -Pflanze XIV—30—10 hatte dunkelgrüne Nachkommen.

Die intermediäre  $F_2$ -Pflanze XIV—30—11 hatte dunkelgrüne und hellere Nachkommen.

Die relativ helle  $F_2$ -Pflanze XIV—30—9 hatte helle und etwas dunklere Nachkommen.

Die übrigen 7 selbstbestäubten  $F_2$ -Pflanzen, die alle ungefähr intermediär waren, hatten Nachkommen, die alle auch ungefähr intermediär waren oder Spaltungen zeigten.

Es geht also aus diesen Resultaten hervor, dass die Farbe der  $F_3$ -Pflanzen in der Hauptsache mit derjenigen der entsprechenden  $F_2$ -Pflanze übereinstimmt, wenn nicht Spaltungen vorkommen, die aber meistens nach intermediären  $F_2$ -Pflanzen einzutreten scheinen, was auch auf unvollständige Dominanz hindeutet. Eine genotypische Analyse ist auch hier nicht möglich, es scheint aber die Spaltung hier in anderer Weise verlaufen zu sein als bei der Kreuzung X, da hier kein extremerer Typus als die  $P$ -Pflanzen sondern nur verschiedene Gradationen zwischen diesen ausgespaltet wurden. Man kann die beiden Kreuzungen in folgender Weise erklären. Wenn man z. B. zwei Gene für Blattfarbe  $N$  und  $O$  annimmt, deren Wirkungen ungefähr aber vielleicht nicht völlig gleich sind und summiert werden können, und dann die ziemlich helle 1917—20—5  $NNoo$ , die dunkelgrüne 1917—17—6  $NNOO$  und die  $P$ -Pflanze unbekannter Farbe 1917—1—5  $nnOO$  bezeichnet, so wird die Kreuzung XIV  $NNoo \times NNNOO$  und die Kreuzung X  $NNoo \times nnOO$  gewesen sein. In jener Kreuzung werden die  $F_1$ -Pflanzen  $NNOo$ , und in  $F_2$  kommen nur die  $P$ - und  $F_1$ -Typen vor. In dieser Kreuzung werden die  $F_1$ -Pflanzen  $NnOo$ , also wahrscheinlich dunkler als beide  $P$ -Pflanzen, und hier können sowohl Typen heller als beide  $P$ -Pflanzen, nämlich mit den Konstitutionen  $Nnoo$ ,  $nnOo$  und  $nnoo$ , als vielleicht auch solche dunkler als die  $F_1$ -Pflanzen und damit natürlich auch dunkler als beide  $P$ -Pflanzen, nämlich die der Konstitutionen  $NNOo$ ,  $NnOO$  und  $NNOO$  auftreten. Die hellgrüne  $F_2$ -Pflanze wird wahrscheinlich  $nnoo$  gewesen sein. Prinzipiell halte ich diese Erklärung für sicher richtig, nur ist die Zahl der Gene und also auch die Formeln noch ganz hypothetisch.

Die Resultate dieser beiden Kreuzungen zeigen also, dass bei *G. Whitneyi* vererbare Unterschiede in der Blattfarbe vorkommen und dass nach Kreuzungen verschiedener Typen eine genotypische Spaltung in  $F_2$  eintritt, die aber noch nicht genau analysiert werden konnte.

Auch eine weissgescheckte Form habe ich in meinem Material gefunden, die aber stark variabel war. Da die Art ihrer Vererbung noch nicht ganz klar ist, werde ich aber hier nicht näher auf sie eingehen.



## BLATTFORM.

Die Blattform ist bei *G. Whitneyi* sehr schwer zu analysieren, da es keine gut abgegrenzte Typen gibt, sondern kontinuierliche Übergänge zwischen breitblättrigen und schmalblättrigen Formen vorkommen. Da ausserdem dieser Charakter stark modifikativ beeinflusst wird, so dass die Blätter ein und derselben Pflanze sehr verschieden sein können, ist es nie möglich mit Sicherheit die genotypische Blattform einer einzelnen Pflanze nach ihrem Phaenotypus festzustellen. Nur wenn man Nachkommen einer Pflanze untersucht, kann man diese sicher feststellen. Auch ist es notwendig mehrere Blätter jeder Pflanze zu messen, da man bei oberflächlicher Schätzung der Blattform sich schwer täuschen kann, was eine Folge der grossen Variabilität der Blätter ein und derselben Pflanze ist. Meistens habe ich bei jeder untersuchten Pflanze 10 wohlentwickelte Blätter gemessen, und dies ist fast immer genügend, um ein einigermaßen sicheres Mittel der Pflanze zu bekommen, was ich in der Weise feststellen konnte, dass ich bei einigen Pflanzen viel mehr Blätter mass und das Mittel dieser mit dem Mittel der ersten 10 Blätter verglich. Eine vollständige genetische Analyse der Blattform würde also nur möglich sein, wenn man von einer grossen Zahl von Pflanzen aus Kreuzungen und Selbstbestäubungen Nachkommen erziehen und bei allen etwa 10 Blätter genau messen könnte. Dazu würde aber sehr viel Zeit nötig sein, und ich habe bis jetzt mit Sicherheit nur feststellen können, dass genotypische Unterschiede in der Blattform vorkommen, und dass solche auch in  $F_2$  nach einer Kreuzung auftreten, d. h. dass dieser Charakter spaltet.

Da die Grösse der Blätter einer Pflanze im allgemeinen stärker variiert als ihre Form habe ich nicht nur Länge und Breite sondern auch die relative Länge d. h.  $\frac{\text{Länge}}{\text{Breite}}$  jedes Blattes festgestellt. Diese Grösse wird auch, wie die folgende Überlegung lehrt, einen deutlicheren Ausschlag für die Unterschiede geben können, wenn Länge und Breite mehr oder weniger unabhängig von einander vererbt werden. Wenn man annimmt, dass die Länge zwischen  $a$  und  $2a$ , die Breite zwischen  $b$  und  $2b$  variiert, so wird das Verhältnis zwischen der grössten und der kleinsten Länge bzw. Breite  $\frac{2a}{a}$  bzw.  $\frac{2b}{b}$ , in beiden Fällen also gleich 2. Die relative Länge kann aber in diesem Falle zwischen  $\frac{a}{2b}$  und  $\frac{2a}{b}$  variieren, da hier die kleinste Länge mit der grössten Breite,

TABELLEN 30—32. BLATTFORM IN KREUZUNG XI.  
1917—20—5  $\times$  1917—13—5.

TABELLE 30. Kreuzung XI. Nachkommen der P-Pflanzen.

Pflanze	Gemessen	Länge			Breite			Relative Länge		
		Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel
1917—20—5, selbstbefr.										
—d	1918	48	76	60,6	16	30	20,9	2,37	3,38	2,94
—a	»	51	72	62,8	17	26	20,9	2,50	3,26	3,02
—c	»	47	87	62,8	17	26	20,3	2,45	3,55	3,08
—e	»	54	82	68,7	16	27	21,4	2,55	3,88	3,24
—f	»	51	92	69,4	16	22	19,4	2,95	4,18	3,53
—g	»	47	69	59,4	13	22	17,3	2,61	4,92	3,54
—b	»	48	68	55,2	11	18	14,9	3,33	4,91	3,75
—h	»	43	71	56,6	14	17	15,1	3,06	4,29	3,76
—j	»	44	67	56,6	12	20	15,0	3,15	5,17	3,84
—i	»	46	58	52,1	12	17	14,6	3,41	4,23	3,89
Mittel	»	52,1	69,4	60,4	14,6	21,4	18,0	2,94	3,89	3,46
1917—13—5, selbstbefr.										
—c	<sup>14/10</sup> 1920	26	49	35,6	8	13	10,2	2,60	4,75	3,53
—b	»	38	63	47,2	9	14	11,3	3,50	5,27	4,21
—a	»	39	58	44,1	7	12	9,2	3,67	6,44	4,86
—d	»	33	54	39,9	6	10	8,2	3,67	5,83	4,92
Mittel	»	35,6	47,2	41,7	8,2	11,3	9,7	3,53	4,92	4,38

TABELLE 31. Kreuzung XI.  $F_1$ .

Pflanze	Gemessen	Länge			Breite			Relative Länge		
		Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel
XI—2 .....	1918	51	71	59,6	17	23	20,0	2,55	3,15	2,99

TABELLE 32. Kreuzung XI.  $F_2$ .

Pflanze	Gemessen	Länge			Breite			Relative Länge		
		Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel
XI—2, selbstbefr.										
—12	1919	45	73	61,0	16	21	19,6	2,25	3,84	3,12
24	»	49	70	60,1	13	25	18,6	2,15	5,00	3,13
—10	»	51	80	56,8	15	21	17,9	2,70	3,94	3,19
—19	»	47	60	51,9	15	17	16,3	2,82	3,53	3,19
18	»	54	67	59,9	15	20	17,6	2,95	3,88	3,42
— 1	»	43	61	52,2	13	20	15,3	2,53	4,16	3,46
15	»	59	80	68,9	17	23	20,0	2,68	4,00	3,46
—20	»	52	80	64,5	15	21	18,0	3,00	4,13	3,60
— 8	»	50	69	62,0	14	22	17,3	3,05	4,29	3,61
— 2	»	57	85	73,1	16	25	20,1	2,71	4,79	3,69
—13	»	45	56	51,3	12	17	13,9	3,29	3,93	3,70
— 5	»	59	77	68,1	16	20	18,2	3,21	4,63	3,76
— 7	»	49	69	58,4	13	21	15,7	3,05	4,69	3,76
—11	»	43	70	53,3	12	15	14,0	3,20	4,67	3,81
— 4	»	49	63	56,5	12	18	14,9	3,00	4,33	3,85
—14	»	50	66	54,0	11	18	13,9	3,06	4,73	3,95
22	»	55	72	63,0	14	19	15,5	3,47	4,80	4,07
—23	»	54	64	59,9	12	17	14,6	3,71	4,54	4,12
—21	»	58	67	62,1	14	18	15,3	3,39	4,57	4,19
—17	»	50	69	57,9	10	15	13,4	3,60	5,10	4,35
— 9	»	49	67	59,1	11	18	13,4	3,50	5,15	4,45
— 3	»	52	66	59,0	12	15	13,3	4,00	4,92	4,47
—16	»	54	67	59,5	11	14	12,4	4,21	5,15	4,81
— 6	»	52	64	57,6	10	13	11,3	4,16	5,60	5,11
Mittel	»	51,3	73,1	59,6	11,3	20,1	15,9	3,12	5,11	3,84

und umgekehrt, kombiniert werden kann, und das Verhältnis zwischen der grössten und der kleinsten relativen Länge wird also  $\frac{2a \cdot 2b}{b \cdot a} = 4$ . Dagegen sind die beiden Typen  $\frac{a}{b}$  und  $\frac{2a}{2b}$ , die ganz verschiedene Grösse der Blätter haben, in der relativen Länge gleich. Wenn man nur Unterschiede nachweisen will, dann geht dies am besten durch Bestimmung der relativen Länge, will man eine genaue genetische Analyse ausführen, muss man aber die absolute Länge und Breite berücksichtigen. In meinen Tabellen habe ich überall für jede Pflanze, die gemessen wurde, Min., Max. und Mittel der Länge, Breite und



## TABELLEN 33—35. BLATTFORM IN KREUZUNG XV.

1917—20—5  $\times$  1917—19—6.TABELLE 33. Kreuzung XV. Nachkommen der *P*-Pflanzen.

Pflanze	Gemessen	Länge			Breite			Relative Länge		
		Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel
1917—20—5, selbstbetr.										
—d	1918	48	76	60,6	16	30	20,9	2,37	3,38	2,94
—a	»	51	72	62,8	17	26	20,9	2,50	3,26	3,02
—c	»	47	87	62,8	17	26	20,3	2,45	3,55	3,08
—e	»	54	82	68,7	16	27	21,4	2,55	3,88	3,24
—f	»	51	92	69,4	16	22	19,4	2,95	4,18	3,53
—g	»	47	69	59,4	13	22	17,3	2,61	4,92	3,54
—b	»	48	68	55,2	11	18	14,9	3,33	4,91	3,75
—h	»	43	71	56,6	14	17	15,1	3,06	4,29	3,76
—j	»	44	67	56,6	12	20	15,0	3,15	5,17	3,84
—i	»	46	58	52,1	12	17	14,6	3,41	4,23	3,89
Mittel	—	52,1	69,4	60,4	14,6	21,4	18,0	2,94	3,89	3,46
1917—19—6, selbstbetr.										
—7	1918	49	69	59,2	13	18	15,4	3,50	4,27	3,85
—8	»	44	83	59,5	10	21	14,3	3,48	4,60	4,13
—1	»	45	64	51,2	8	17	12,4	3,20	6,75	4,31
—5	»	50	81	60,8	12	19	14,0	3,85	4,85	4,34
—6	»	50	82	66,8	10	20	15,5	3,84	5,20	4,36
—4	»	36	74	47,6	8	15	10,3	3,60	5,56	4,63
—3	»	51	84	66,0	10	22	14,2	3,82	5,58	4,73
—2	»	51	60	55,9	9	11	10,2	5,00	6,33	5,50
Mittel	—	47,6	66,8	58,4	10,2	15,5	13,3	3,85	5,50	4,48

relativen Länge angegeben. Eine Berechnung des mittleren Fehlers habe ich nicht ausgeführt, weil die Zahlen dazu gar zu klein sind.

Die Kreuzungen XI (1917—20—5  $\times$  1917—13—5, Tab. 30—32) und XV (1917—20—5  $\times$  1917—19—6, Tab. 33—35) habe ich beide nur bis in  $F_2$  untersuchen können. Die eine *P*-Pflanze (1917—20—5) war für beide gemeinsam, und ihre Nachkommen zeigten ein Mittel der relativen Länge von 3,46. Die Mittel bei den Nachkommen der beiden anderen *P*-Pflanzen waren fast gleich, 4,38 bei 1917—13—5 und 4,48 bei 1917—19—6. In  $F_1$  habe ich von der Kreuzung XI nur eine Pflanze mit dem Mittel 2,99, bei der Kreuzung XV dagegen 8 Pflanzen mit dem Mittel 3,62 gemessen. Man würde ja eher dieselbe Zahl

TABELLE 34. Kreuzung XV.  $F_1$ .

Pflanze	Gemessen	Länge			Breite			Relative Länge		
		Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel
XV .....—g	1918	51	68	58,8	16	24	19,2	2,50	3,69	3,16
—a	»	45	81	56,7	15	20	16,9	2,61	4,05	3,35
—b	»	45	79	60,4	14	21	17,7	3,00	3,85	3,39
—f	»	54	75	66,2	14	25	19,6	2,88	4,14	3,42
—c	»	48	78	63,5	14	21	17,1	3,11	4,53	3,71
—e	»	62	94	80,8	16	24	19,0	3,26	4,06	3,73
—d	»	62	97	82,6	16	27	21,5	2,86	4,94	3,89
—h	»	58	116	70,6	13	25	16,0	3,53	5,07	4,28
Mittel	—	56,7	82,6	67,5	16,0	21,5	18,3	3,16	4,28	3,62

TABELLE 35. Kreuzung XV.  $F_2$ .

Pflanze	Gemessen	Länge			Breite			Relative Länge		
		Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel
XV—1, selbstbefr.										
—s	<sup>7</sup> / <sub>9</sub> 1920	49	71	57,0	16	21	17,7	2,94	4,18	3,24
—o	»	33	60	44,3	10	17	12,9	3,12	3,80	3,46
—a	»	35	52	43,8	11	14	12,5	3,14	4,73	3,52
—g	»	44	54	50,0	12	14	13,0	3,67	4,00	3,84
—f	»	54	62	57,2	13	18	14,2	3,44	4,43	4,07
—k	»	43	64	54,0	11	15	12,9	3,31	4,67	4,16
—l	»	32	58	46,9	8	13	11,1	3,20	4,70	4,22
—h	»	43	72	60,4	11	19	14,4	3,69	4,92	4,24
—n	»	37	66	51,3	9	14	12,0	4,00	4,71	4,26
—p	»	41	63	51,6	10	14	11,8	3,85	5,10	4,39
—e	»	48	67	55,0	11	15	12,5	4,07	5,17	4,41
—i	»	51	93	64,2	12	17	14,1	3,93	5,47	4,53
—d	»	48	62	52,0	10	12	11,5	4,00	6,20	4,55
—j	»	48	58	53,8	9	15	11,8	3,79	5,67	4,63
—m	»	34	55	45,1	6	13	9,9	4,08	5,67	4,71
—c	»	41	78	52,4	9	15	12,0	3,73	5,25	4,82
—b	»	35	48	40,7	6	10	7,9	4,80	5,83	5,22
—r	»	41	59	50,4	8	12	9,3	4,55	6,25	5,45
—2	»	33	40	37,0	5	7	6,1	5,50	7,20	6,10
Mittel	—	37,0	64,2	50,9	6,1	17,7	12,0	3,24	6,10	4,41

## TABELLEN 36—40. BLATTFORM IN KREUZUNG III.

1917—5—4  $\times$  1917—26—a.

TABELLE 36. Kreuzung III. Nachkommen der P-Pflanzen.

Pflanze	Gemessen	Länge			Breite			Relative Länge		
		Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel
1917—5—4, selbstbefr.										
—a	<sup>10/9</sup> 1920	34	53	45,2	11	14	12,2	3,09	4,42	3,71
—b	»	37	55	49,4	10	15	12,6	3,43	4,25	3,87
Mittel	—	45,2	49,4	47,3	12,2	12,6	12,4	3,71	3,87	3,79
1917—26—a, selbstbefr.										
—e	<sup>15/9</sup> 1920	46	65	56,8	16	20	17,3	2,83	3,71	3,29
—g	»	42	62	47,1	12	19	14,2	2,80	4,00	3,34
—a	»	50	67	55,4	15	17	16,0	2,94	4,19	3,47
—b	»	45	80	62,1	14	21	17,3	3,07	4,00	3,56
—d	»	35	67	48,7	10	17	13,6	2,75	4,85	3,60
—c	»	35	55	43,9	9	13	11,7	3,42	4,23	3,76
—l	»	56	75	66,1	15	19	16,5	3,50	4,40	4,02
—h	»	40	60	47,8	10	15	11,8	3,31	5,00	4,06
—k	»	59	77	70,9	15	19	17,0	3,69	4,81	4,19
—i	»	47	69	59,3	13	15	13,7	3,36	5,23	4,34
—f	»	62	80	72,7	15	19	16,6	4,13	4,53	4,37
Mittel	—	43,9	72,7	57,3	11,7	17,3	15,1	3,29	4,37	3,82

TABELLE 37. Kreuzung III.  $F_1$ -Pflanzen.

Pflanze	Gemessen	Länge			Breite			Relative Länge		
		Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel
III.....—d	<sup>10/9</sup> 1920	34	64	42,0	8	18	12,7	2,92	4,75	3,36
—c	»	47	65	54,5	13	19	15,9	2,78	4,15	3,47
—b	»	36	53	48,0	9	23	14,2	1,83	5,56	3,68
—a	»	34	65	54,4	10	16	13,2	3,09	5,90	4,21
Mittel	—	42,0	54,5	49,7	12,7	15,9	14,0	3,36	4,21	3,68



TABELLE 38. Kreuzung III.  $F_2$ .

Pflanze	Gemessen	Länge			Breite			Relative Länge		
		Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel
III—2, selbstbefr.										
— 9	1919	52	65	56,6	16	19	18,0	2,79	3,44	3,15
—14	»	48	65	53,8	13	20	16,6	2,80	4,06	3,27
— 8	»	57	73	65,3	17	21	18,6	2,86	4,17	3,52
—13	»	56	76	68,0	17	21	19,0	2,81	4,29	3,60
—11	»	58	73	66,8	15	19	17,1	3,22	4,56	3,92
—12	»	69	81	74,8	15	18	16,7	4,06	5,33	4,49
10	»	63	73	67,9	12	16	14,7	3,94	5,67	4,65
Mittel	1919	53,8	74,8	64,7	14,7	19,0	17,2	3,15	4,65	3,80
—l	<sup>16</sup> / <sub>9</sub> 1920	25	37	31,2	9	13	10,4	2,45	3,67	3,02
—t	»	38	59	48,3	12	19	14,9	2,92	3,67	3,25
—o	»	31	46	39,0	10	17	12,1	2,47	4,18	3,27
—a	»	45	60	55,2	15	19	16,5	2,65	4,29	3,38
—e	»	51	63	55,0	14	19	16,7	2,83	4,50	3,50
—i	»	46	63	54,1	14	18	15,2	3,20	4,20	3,57
—b	»	53	71	63,8	16	21	17,8	3,05	4,13	3,61
—u	»	26	53	37,8	8	14	10,5	2,36	4,22	3,61
—r	»	38	56	49,6	11	17	13,7	2,82	4,00	3,64
—d	»	39	58	49,8	11	17	15,1	3,06	4,46	3,65
—j	»	63	77	71,2	16	22	19,5	3,41	3,94	3,66
—c	»	41	70	57,9	12	18	15,4	3,38	4,27	3,76
—h	»	56	98	71,6	16	21	18,0	3,10	4,88	3,79
—f	»	54	63	60,2	14	19	15,9	3,00	4,57	3,83
—p	»	42	60	51,2	11	17	14,7	2,71	5,36	3,89
—n	»	51	78	66,2	14	20	16,9	3,45	4,33	3,93
—k	»	39	48	42,5	10	12	10,8	3,18	4,60	3,95
—m	»	31	50	41,3	8	13	10,4	3,18	5,00	4,00
—g	»	53	75	61,0	12	20	13,7	3,59	5,17	4,54
—s	»	41	61	52,6	9	14	11,6	3,36	5,80	4,57
Mittel	1920	31,2	71,6	53,0	10,4	19,5	14,5	3,02	4,57	3,72

erwartet haben, die erste ist aber ziemlich unsicher, da sie bei nur einer Pflanze gewonnen wurde. In  $F_2$  ist aber auch das Mittel bei der Kreuzung XI niedriger als bei der Kreuzung XV (3,81 bzw. 4,11). Auch die Variabilität ist im letzteren Falle grösser (3,24—6,10) als im ersteren (3,12—5,11), obgleich weniger Individuen vorhanden sind. Die Variabilität geht aber nur in der Richtung nach oben weiter, dagegen nicht so weit nach unten wie in der Kreuzung XV. Man wird deshalb als Erklärung annehmen müssen, dass schon in  $F_1$  eine Spaltung

TABELLE 39. Kreuzung III.  $F_3$  nach der  $F_1$ -Pflanze III—2.

Pflanze	Gemessen	Länge			Breite			Relative Länge		
		Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel
$F_2$ III—2—1 .....								schmalblät- terig		
$F_3$ III—2—1, selbstbfr.										
—2	$15/8$ 1920	30	51	36,2	6	13	9,0			
—3	»	35	51	43,2	8	13	10,2			
—5	»	35	50	43,6	7	13	10,0			
—6	»	38	58	48,2	7	15	9,8	3,87	5,57	5,02
Mittel	—	36,2	48,2	42,8	9	10,2	9,8	4,11	5,02	4,58
$F_2$ III—2—2 .....								breitblättrig		
$F_3$ III—2—2, selbstbfr.										
—6	$15/8$ 1900	37	51	43,3	13	24	17,0	2,11	3,23	2,60
—3	»	34	63	46,5	13	21	17,6	2,11	3,05	2,62
—4	»	41	53	46,4	13	19	15,5	2,50	3,38	3,02
—2	»	31	61	43,3	10	21	15,2	2,38	3,20	3,05
Mittel	—	43,3	46,5	44,9	15,2	17,6	16,4	2,60	3,05	2,82
$F_2$ III—2—9 .....	1919	52	65	56,6	16	19	18,0	2,79	3,44	3,15
$F_3$ III—2—9, selbstbfr.										
—b	$21/8$ 1920	30	36	33,3	9	14	11,3	2,57	3,33	3,00
—a	»	26	30	27,5	7	12	9,4	2,17	3,86	3,06
Mittel	—	27,5	33,3	30,4	9,4	11,3	10,4	3,00	3,06	3,03
$F_2$ III—2—12 .....	—	69	81	74,8	15	18	16,7	4,06	5,33	4,49
$F_3$ III—2—12, selbstbfr.										
—b	$21/8$ 1920	32	47	38,8	12	17	14,3	2,31	3,14	2,72
—e	»	42	77	56,9	15	27	20,1	2,62	3,00	2,84
—d	»	32	42	42,5	11	17	13,2	2,29	3,36	2,87
—i	»	35	59	43,3	11	17	14,1	2,38	3,77	3,08
—c	»	35	55	42,5	10	21	13,6	2,62	3,67	3,18
—a	»	41	72	55,4	14	19	16,4	2,87	4,00	3,37
—h	»	35	70	47,2	10	17	14,0	2,47	4,29	3,39
—g	»	43	58	50,8	10	19	16,1	2,72	4,60	3,49
—j	»	34	59	49,4	11	18	14,0	3,09	4,27	3,54
—f	»	28	38	32,0	8	10	8,9	3,10	4,25	3,61
Mittel	—	32,0	56,9	45,9	8,9	20,1	14,5	2,72	3,61	3,21

TABELLE 40. Kreuzung III.  $F_3$  nach der  $F_1$ -Pflanze III—4.

Pflanze	Gemessen	Länge			Breite			Relative Länge		
		Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel
$F_2$ III—4—1 .....								schmalblät- terig		
$F_3$ III—4—1, selbstbefr.										
—b	$18/8$ 1920	39	58	45,2	10	16	11,8	3,00	5,27	3,88
—c	„	42	61	54,9	11	16	13,9	3,62	4,36	4,00
—e	„	35	54	46,0	9	14	11,4	2,50	4,90	4,10
—d	„	40	54	47,7	10	13	11,3	3,64	5,00	4,23
—g	„	43	62	49,2	10	17	12,7	3,65	5,00	4,36
—j	„	44	60	51,1	11	12	11,5	3,67	5,45	4,43
—h	„	39	48	44,0	8	12	10,2	3,50	5,25	4,44
—i	„	43	62	54,0	11	14	12,1	3,58	5,64	4,47
—a	„	37	53	43,0	8	10	9,3	3,70	5,89	4,66
—f	„	43	56	50,6	8	13	10,7	3,38	6,50	4,84
Mittel	—	43,0	54,9	48,6	9,3	13,9	11,5	3,88	4,84	4,34
$F_2$ III—4—3 .....										
$F_3$ III—4—3, selbstbefr.										
—g	$19/8$ 1920	46	63	53,6	15	29	18,4	1,79	4,20	3,01
—h	„	62	89	71,7	19	26	21,7	2,82	3,52	3,31
—d	„	47	63	53,3	14	19	15,7	2,47	4,20	3,43
—i	„	48	67	58,1	15	18	16,3	3,00	4,20	3,57
—e	„	46	64	54,5	13	18	15,0	3,07	4,31	3,65
—f	„	56	83	72,4	15	23	19,9	3,26	4,24	3,66
—c	„	69	101	83,3	17	28	22,2	3,09	4,48	3,78
—b	„	59	101	78,2	14	25	20,1	2,54	5,93	3,97
—a	„	64	109	90,2	15	26	19,9	3,29	6,60	4,51
Mittel	—	53,3	90,2	68,4	15,0	22,2	18,8	3,01	4,51	3,65
$F_2$ III—4—20.....	1919	57	88	72,2	11	17	13,8	4,29	6,00	5,23
$F_3$ III—4—20, selbstbefr.										
—f	$21/8$ 1920	31	47	40,4	8	19	11,1	2,00	4,89	3,83
—h	„	45	59	52,5	11	15	12,8	3,47	4,92	4,12
—e	„	45	57	52,0	10	18	12,9	3,06	5,70	4,23
—j	„	35	53	46,0	10	16	10,9	3,31	5,30	4,29
—g	„	41	59	51,8	9	14	11,3	4,00	5,00	4,55
—i	„	30	50	36,5	6	10	7,4	4,67	5,67	4,95
—a	„	38	53	45,6	7	10	8,6	4,75	6,00	5,31
—b	„	35	52	46,9	7	10	7,6	4,38	6,50	5,58
—d	„	33	47	40,3	5	9	7,0	5,00	9,00	5,92
—c	„	40	59	50,9	6	12	8,1	4,08	9,33	6,66
Mittel	—	36,5	52,9	46,4	7,0	12,9	9,8	3,83	6,66	4,94



## TABELLEN 41—43. BLATTFORM IN KREUZUNG VI.

1917—9—6  $\times$  1917—13—5.TABELLE 41. Kreuzung VI. *P*-Pflanzen.

Pflanze	Gemessen	Länge			Breite			Relative Länge		
		Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel
1917—9—6 .....	nicht gem.									
1917—13—5, selbstbefr.										
—c	<sup>14</sup> / <sub>10</sub> 1920	26	49	35,6	8	13	10,2	2,60	4,75	3,53
—b	»	38	63	47,2	9	14	11,3	3,50	5,27	4,21
—a	»	39	58	44,1	7	12	9,2	3,67	6,44	4,86
—d	»	33	54	39,9	6	10	8,2	3,67	5,83	4,92
Mittel	—	35,6	47,2	41,7	8,2	11,3	9,7	3,53	4,92	4,38

TABELLE 42. Kreuzung VI. *F*<sub>2</sub>.

Pflanze	Gemessen	Länge			Breite			Relative Länge		
		Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel
<i>F</i> <sub>1</sub> VI—2 .....	nicht gem.									
<i>F</i> <sub>2</sub> VI—2, selbstbefr.										
—1	1919	69	90	78,1	19	24	21,3	3,43	3,95	3,65
—3	»	63	82	74,1	12	15	13,1	4,85	6,31	5,07
—2	»	74	92	82,8	14	17	15,5	4,88	5,87	5,36
—4	»	80	96	87,0	14	18	15,4	5,24	6,07	5,67
Mittel	—	74,1	87,0	80,5	13,1	21,3	16,3	3,65	5,67	4,94

eintrat und dass in der Kreuzung XI die selbstbefruchtete gemessene *F*<sub>1</sub>-Pflanze genotypisch mehr breitblättrig als die selbstbefruchtete, nicht gemessene *F*<sub>1</sub>-Pflanze der Kreuzung XV war. Diese Spaltung in *F*<sub>1</sub> wird dadurch noch wahrscheinlicher, dass die Nachkommen von 1917—13—5 bzw. 1917—19—6 bei kleineren Zahlen viel grössere Variabilität als die Nachkommen von 1917—20—5 zeigten, und ihre Eltern deswegen höchst wahrscheinlich heterozygotisch waren. Die Variabilität in *F*<sub>2</sub> ist so gross, dass sie als Ausdruck einer genotypischen Spaltung angesehen werden muss, obgleich dies mit Sicherheit nur durch die Analyse verschiedener *F*<sub>3</sub>-Generationen festgestellt werden kann. Eine solche habe ich bei diesen Kreuzungen bis jetzt nicht

TABELLE 43. Kreuzung VI.  $F_3$ .

Pflanze	Gemessen	Länge			Breite			Relative Länge		
		Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel
$F_2$ VI—2—1 .....	1919	69	90	78,1	19	24	21,3	3,43	3,95	3,65
$F_3$ VI—2—1, selbstbefr.										
—h	$16/8$ 1920	29	52	37,3	10	19	13,3	2,20	3,47	2,83
—f	»	32	65	44,1	13	19	15,4	2,41	3,63	2,84
—c	»	28	57	37,5	10	16	12,9	2,06	3,85	2,91
—e	»	26	56	39,6	11	17	13,2	2,21	4,00	2,98
—d	»	42	53	46,5	13	17	15,0	2,63	3,79	3,13
—a	»	31	54	43,4	11	17	13,5	2,58	3,91	3,24
—g	»	34	58	48,2	11	21	14,4	3,09	3,71	3,33
—b	»	40	63	40,0	11	20	14,1	2,75	3,83	3,45
Mittel	—	37,3	49,0	43,2	12,9	15,4	14,0	2,83	3,45	3,09
$F_2$ VI—2—3 .....	1919	63	82	74,1	12	15	13,1	4,85	6,31	5,07
$F_3$ VI—2—3, selbstbefr.										
—g	$17/8$ 1920	32	56	45,0	8	15	12,5	2,85	4,50	3,64
—i	»	30	45	38,0	8	15	10,6	2,50	4,56	3,71
—b	»	39	63	49,8	10	16	12,8	3,29	4,50	3,90
—a	»	38	52	45,7	7	15	11,7	2,93	6,13	4,11
—f	»	36	53	41,8	8	11	10,0	3,60	4,82	4,18
—h	»	42	64	52,0	12	13	12,3	3,23	5,33	4,24
—c	»	52	63	52,2	9	15	12,7	3,71	5,78	4,56
—e	»	52	72	59,8	9	19	12,7	2,74	6,33	4,94
—d	»	40	65	49,6	8	11	9,1	4,78	5,91	5,26
Mittel	—	38,0	59,8	48,2	9,4	12,8	11,6	3,64	5,26	4,28
$F_2$ VI—2—2 .....	1919	71	92	82,8	14	17	15,5	4,88	5,87	5,36
$F_3$ VI—2—2, selbstbefr.										
—a	$16/8$ 1920	37	50	44,0	9	13	10,4	3,31	5,33	4,29
—c	»	52	77	61,7	12	17	14,1	3,94	4,92	4,41
—f	»	45	61	54,7	8	16	12,7	3,60	7,38	4,46
—g	»	30	60	46,4	8	14	10,4	3,33	5,22	4,48
—d	»	47	58	53,4	10	14	11,5	3,92	5,30	4,68
—e	»	41	60	50,7	8	12	10,2	4,70	5,63	5,00
—h	»	41	60	52,6	8	12	10,1	4,58	6,13	5,29
—b	»	52	66	59,1	8	13	11,1	4,46	6,63	5,31
Mittel	—	44,0	61,7	52,9	10,1	14,1	11,4	4,29	5,31	4,74

Pflanze	Gemessen	Länge			Breite			Relative Länge		
		Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel
$F_2$ VI—2—4 .....	1919	80	96	87,0	14	18	15,1	5,24	6,07	5,67
$F_3$ VI—2—4, selbstbefr.										
—e	<sup>17</sup> / <sub>8</sub> 1920	38	45	42,1	10	14	11,9	3,00	4,09	3,57
—b	»	43	60	52,0	10	15	12,7	3,31	5,45	4,20
—d	»	40	68	54,2	9	15	12,5	3,46	5,23	4,35
—a	»	44	58	52,2	10	15	11,9	3,36	5,10	4,45
—f	»	43	73	56,8	10	15	12,3	4,08	5,73	4,61
—g	»	42	70	54,2	9	15	11,5	3,38	5,89	4,62
—i	»	43	69	62,8	13	14	13,1	3,31	5,31	4,79
—h	»	51	81	61,3	11	15	12,7	4,23	5,40	4,85
—j	»	51	79	63,1	12	14	12,7	4,08	5,92	4,98
—c	»	44	65	53,6	8	14	11,0	3,38	6,00	4,99
Mittel	—	42,1	63,1	55,2	11,0	13,1	12,2	3,57	4,99	4,54

ausgeführt, in Analogie mit den später zu erwähnenden glaube ich aber auch hier auf genotypische Unterschiede schliessen zu dürfen.

Da die relative Länge von der absoluten Länge und der Breite abhängig ist, muss eine Spaltung in bezug auf die erstere durch Spaltung in bezug auf wenigstens eine der letzteren Grössen verursacht worden sein. Bei der Kreuzung XV ist der Unterschied in der mittleren Länge bei den Nachkommen der beiden *P*-Pflanzen sehr klein, dagegen ist der Unterschied in der mittleren Breite gross. Die  $F_1$ -Generation zeigt die grössere Breite, die  $F_2$ -Generation eine sehr grosse Variabilität in diesem Charakter. Die  $F_2$ -Spaltung in der relativen Länge wird deswegen hier in der Hauptsache als Folge der Spaltung in bezug auf die Breite, weniger als Folge der immerhin wahrscheinlichen Spaltung in der Länge, betrachtet werden. Bei der Kreuzung XI ist der Unterschied zwischen den Nachkommen der *P*-Pflanzen auch in der Länge deutlich, aber auch hier grösser in der Breite. Die  $F_1$ -Pflanze hat auch hier die grösste Länge und Breite, die Spaltung in  $F_2$  ist aber hier nicht so gross in der Länge und auch nicht in der Breite. Dadurch wird auch die Variabilität in bezug auf die relative Länge auch nicht so gross wie in der Kreuzung XV. Es müssen also hier weniger Gene an der Spaltung teilgenommen haben.

In diesen beiden Kreuzungen scheint nach den Resultaten in  $F_1$  die grösste Länge bzw. Breite zu dominieren. Dies wird aber wahrscheinlich nur unvollständig sein, da in  $F_2$  das Mittel in der Mitte zwischen Min. und Max. liegt.



TABELLEN 44—48. BLATTFORM IN KREUZUNG XIV.  
1917—20—5  $\times$  1917—17—6.

TABELLE 44. Kreuzung XIV. P-Pflanzen.

Pflanze	Gemessen	Länge			Breite			Relative Länge		
		Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel
1917—20—5, selbstbefr.										
—d	1918	48	76	60,6	16	30	20,9	2,37	3,38	2,94
—a	»	51	72	62,8	17	26	20,9	2,50	3,26	3,02
—c	»	47	87	62,8	17	26	20,3	2,45	3,55	3,08
—e	»	54	82	68,7	16	27	21,4	2,55	3,88	3,24
—f	»	51	92	69,4	16	22	19,4	2,95	4,18	3,53
—g	»	47	69	59,4	13	22	17,3	2,61	4,92	3,54
—b	»	48	68	55,2	11	18	14,9	3,33	4,91	3,75
—h	»	43	71	56,6	14	17	15,1	3,06	4,29	3,76
—j	»	44	67	56,6	12	20	15,0	3,15	5,17	3,84
—i	»	46	58	52,1	12	17	14,6	3,41	4,23	3,89
Mittel	—	52,1	69,4	60,4	14,6	21,4	18,0	2,94	3,89	3,46
—1	1920	46	73	56,0	13,0	17,0	14,6	3,07	4,50	3,84
1920—317 = 1917—17										
—c	<sup>27</sup> / <sub>8</sub> 1920	40	56	48,4	9	15	13,1	3,29	4,89	3,75
—f	»	36	65	52,0	11	17	13,3	3,00	4,64	3,93
—a	»	35	52	40,5	9	13	10,1	3,36	5,00	4,03
—b	»	34	64	46,2	8	15	11,4	3,36	5,63	4,15
—1	»	51	86	62,2	13	17	14,9	3,56	6,14	4,20
—2	»	47	66	56,2	10	15	12,2	4,33	5,08	4,63
—h	»	38	54	44,9	8	11	9,3	4,30	5,88	4,85
—g	»	45	68	57,5	9	14	11,4	4,54	6,00	5,07
—e	»	41	55	51,1	9	11	9,9	4,56	5,89	5,21
—d	»	62	71	66,7	9	16	13,1	3,88	7,22	5,29
Mittel	—	40,5	66,7	52,6	9,3	14,9	11,9	3,75	5,29	4,51

Bei der Kreuzung III (1917—5—4  $\times$  1917—26—a, Tab. 36—40) hatten die Nachkommen der beiden P-Pflanzen dasselbe Mittel in bezug auf die relative Länge. Auch die  $F_1$ - und die  $F_2$ -Generation zeigten dasselbe Mittel und die letztere zwar sowohl 1919 als 1920. In  $F_2$  kam einige Variabilität vor, die aber nicht so gross war wie in den früher erwähnten Kreuzungen. Wenn man also hier zeigen kann, dass eine genotypische Spaltung vorliegt, kann man mit Sicherheit schliessen, dass dies auch der Fall bei den Kreuzungen XI und

TABELLE 45. Kreuzung XIV.  $F_1$ .

Pflanze	Gemessen	Länge			Breite			Relative Länge		
		Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel
XIV..... —a	$27/8$ 1920	44	61	54,3	10	15	12,5	3,80	4,82	4,37
—b	»	44	63	53,6	11	14	12,1	4,00	4,92	4,45
—30	1918	66	99	76,1	14	20	17,1	4,06	5,21	4,46
Mittel	—	53,6	76,1	61,3	12,1	17,1	13,9	4,37	4,46	4,43

TABELLE 46. Kreuzung XIV.  $F_2$ .

Pflanze	Gemessen	Länge			Breite			Relative Länge		
		Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel
XIV—1, selbstbefr.										
—o	$10/8$ 1920	45	65	58,0	13	20	17,0	2,95	3,65	3,42
—c	»	53	78	61,4	15	19	17,5	3,00	4,33	3,53
—d	»	39	60	46,0	11	15	12,6	3,31	4,08	3,64
—e	»	37	53	44,4	8	17	12,4	2,85	5,13	3,68
—m	»	53	82	62,7	15	21	16,7	3,29	4,53	3,77
—b	»	52	66	58,0	13	17	15,3	3,12	4,46	3,82
—g	»	55	69	61,3	14	18	15,9	3,39	4,29	3,87
—j	»	50	72	60,6	13	19	15,5	3,44	4,92	3,94
—i	»	46	56	50,0	11	14	12,5	3,64	4,27	4,01
—k	»	55	80	69,9	15	21	17,1	3,47	5,00	4,13
—n	»	57	82	65,9	14	23	16,1	3,57	4,79	4,14
—l	»	57	70	65,0	14	18	15,6	3,67	4,86	4,19
—f	»	52	71	59,1	10	17	14,2	3,44	5,60	4,25
—a	»	43	60	51,0	9	14	11,8	3,31	6,11	4,38
—h	»	41	59	52,8	11	13	12,0	3,73	4,92	4,39
Mittel	—	44,4	69,9	57,7	11,8	17,5	14,8	3,42	4,39	3,94

XV war. Da ich mehrere  $F_3$ -Generationen erzogen hatte, war dies auch möglich. Einige der entsprechenden  $F_2$ -Pflanzen waren gemessen worden, andere dagegen nicht, diese waren aber photographiert, und auf den Fig. 5 und 7 sieht man deutlich den Unterschied in der Blattform. Von den nicht gemessenen hatten die schmalblättrigen  $F_2$ -Pflanzen III—2—1 und III—4—1 auch schmalblättrige Nachkommen (Mittel 4,58, bzw. 4,34), während die breitblättrige III—2—2 breitblättrige Nachkommen (Mittel 2,82) und die ziemlich intermediäre

TABELLE 47. Kreuzung XIV.  $F_2$ .

Pflanze	Gemessen	Länge			Breite			Relative Länge		
		Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel
$F_1$ XIV—30 .....	1918	66	99	76,1	14	20	17,1	4,06	5,21	4,46
$F_2$ XIV—30, selbstbetr.	1919	81	107	92,3	16	23	19,8	4,04	5,35	4,70
— 4	»	79	102	88,1	15	22	18,5	4,32	5,47	4,78
— 8	»	84	96	89,7	16	21	18,6	4,29	5,94	4,86
— 2	»	73	94	83,3	15	20	17,4	4,35	5,67	4,93
—11	»	74	95	86,1	14	20	17,2	4,47	5,63	5,03
— 5	»	59	73	68,1	12	15	13,5	4,27	6,08	5,08
—13	»	69	90	80,3	13	18	15,2	4,29	6,08	5,32
—12	»	80	101	90,6	15	19	16,5	4,63	6,20	5,51
— 3	»	85	101	93,2	15	18	16,6	4,72	6,06	5,63
— 9	»	85	94	89,9	12	18	15,5	4,89	7,58	5,90
—10	»	80	108	97,4	15	20	16,4	5,33	6,53	5,95
— 6	»	65	80	74,0	11	13	12,4	5,15	6,67	5,96
— 1	»	73	96	86,2	12	16	14,3	5,21	7,08	6,05
— 7	»									
Mittel	—	68,1	97,4	86,1	12,4	19,8	16,3	4,70	6,05	5,36

III—4—3 auch intermediäre Nachkommen (Mittel 3,65) hatte. Von den gemessenen  $F_2$ -Pflanzen hatte die breitblättrige III—2—9 auch breitblättrige Nachkommen (Mittel 3,15 bzw. 3,03), die schmalblättrige III—4—20 dagegen schmalblättrige (Mittel 5,23 bzw. 4,91). Hieraus geht also mit Sicherheit hervor, dass die Variabilität in  $F_2$  durch eine genotypische Spaltung zustande gekommen war, und dann kann man auch schliessen, dass dies bei den früher erwähnten Kreuzungen XI und XV der Fall war. Dass aber, wie ich schon hervorgehoben habe, die Modifikationen auch gross sind und es deswegen unmöglich ist, die einzelnen Pflanzen nach ihrem Phaenotypus genotypisch zu klassifizieren, geht daraus hervor, dass die schmalblättrige III—2—12 nicht eine schmalblättrige sondern eine breitblättrige Nachkommenschaft (Mittel 4,49 bzw. 3,21) hatte, und also nur eine schmalblättrige Modifikation einer genotypisch breitblättrigen Form war.

Dass auch hier die Spaltung sowohl in der Länge als in der Breite eintritt, geht aus den Mitteln der  $F_2$ -Tabellen hervor. Diese variieren in Länge zwischen 30,1 und 68,1, in Breite zwischen 9,8 und 18,8 mm. Auch in  $F_2$  ist die Spaltung in beiden diesen Charakteren deutlich, interessant ist aber hier, dass der Unterschied zwischen



TABELLE 48. Kreuzung XIV.  $F_3$ .

Pflanze	Gemessen	Länge			Breite			Relative Länge		
		Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel
$F_2$ XIV—30—8 .....	1919	79	102	88,1	15	22	18,5	4,32	5,47	4,78
$F_3$ XIV—30—8, selbstbefr.										
—h	$31/8$ 1920	36	59	45,8	10	15	12,8	3,08	4,38	3,58
—f	»	39	54	47,9	11	15	13,3	3,25	4,64	3,62
—j	»	40	51	45,6	10	14	12,0	3,21	4,64	3,84
—g	»	43	51	45,8	10	13	11,4	3,31	4,50	4,04
—c	»	44	60	49,9	11	15	12,4	3,13	5,00	4,07
—d	»	41	56	47,4	10	13	11,6	3,42	5,60	4,17
—e	»	44	57	50,8	11	14	11,6	4,00	4,91	4,35
—a	»	37	47	41,7	7	9	8,4	4,11	5,86	5,00
—b	»	36	46	42,0	6	10	8,4	4,00	7,00	5,10
—i	»	46	64	51,5	9	14	10,1	4,57	5,80	5,13
Mittel	—	41,7	51,5	46,8	8,4	13,3	11,2	3,58	5,13	4,29
$F_2$ XIV—30—2 .....	1919	84	96	89,7	16	21	18,6	4,29	5,94	4,86
$F_3$ XIV—30—2, selbstbefr.										
—a	$27/8$ 1920	40	68	54,8	12	18	15,1	2,94	4,85	3,64
—g	»	41	64	52,6	11	17	13,5	3,00	4,09	3,82
—d	»	38	74	50,9	10	18	12,5	3,28	4,93	4,05
—22	»	32	63	46,1	10	12	11,1	3,20	5,25	4,13
—b	»	39	53	45,4	9	13	11,0	3,46	4,89	4,16
—f	»	41	55	47,0	9	13	11,0	3,73	5,10	4,29
—e	»	44	71	57,5	10	16	13,6	3,56	6,00	4,30
—h	»	43	67	55,0	10	15	12,7	3,07	5,70	4,40
—i	»	38	69	50,7	9	16	11,6	3,45	6,11	4,41
—c	»	32	64	48,3	8	12	9,8	3,82	6,00	4,94
Mittel	—	45,4	57,5	50,8	9,8	15,1	12,2	3,64	4,94	4,21
$F_2$ XIV—30—11 .....	1919	73	94	83,3	15	20	17,4	4,35	5,67	4,93
$F_3$ XIV—30—11, selbstbefr.										
—i	$2/9$ 1920	42	53	47,8	13	17	14,3	3,12	3,69	3,36
—d	»	45	55	49,9	12	16	14,4	3,06	4,00	3,47
—c	»	55	65	60,8	15	19	17,5	3,21	4,06	3,49
—g	»	33	45	39,2	9	12	10,5	3,30	4,09	3,74
—a	»	35	55	43,2	8	16	11,3	3,23	4,89	3,93
—h	»	47	62	53,4	12	15	13,5	3,33	4,77	3,98
—b	»	42	58	47,5	11	14	11,8	3,69	4,27	4,03
—f	»	45	57	50,8	11	15	12,7	3,21	4,75	4,03
—e	»	44	52	49,6	10	15	12,4	3,40	4,80	4,05
—j	»	51	68	58,3	11	17	14,3	3,47	4,82	4,11
Mittel	—	39,2	60,8	50,1	10,5	17,5	13,3	3,36	4,11	3,82

Pflanze	Gemessen	Länge			Breite			Relative Länge		
		Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel
$F_2$ XIV—30—5 .....	1919	74	95	86,1	14	20	17,2	4,47	5,63	5,03
$F_3$ XIV—30—5, selbstbefr.										
—c	<sup>30</sup> / <sub>8</sub> 1920	32	54	44,1	11	19	13,7	2,67	3,67	3,24
—b	»	38	48	42,7	9	14	11,5	3,21	4,67	3,64
—g	»	33	43	38,2	8	11	9,7	3,50	5,25	3,96
—d	»	31	48	38,5	8	11	9,6	3,44	4,50	4,01
—e	»	42	57	48,6	9	15	12,2	3,46	5,11	4,04
—j	»	42	59	48,2	10	14	11,1	3,50	4,70	4,24
—h	»	35	50	43,5	9	12	10,0	3,89	5,00	4,35
—i	»	35	45	40,9	8	11	9,5	3,09	5,25	4,38
—a	»	47	69	54,6	10	15	12,3	3,92	5,00	4,45
—f	»	46	69	51,9	8	13	10,9	4,18	5,75	4,82
Mittel	—	38,2	51,9	45,1	9,5	13,7	11,1	3,24	4,82	4,11
$F_2$ XIV—30—13 .....	1919	59	73	68,1	12	15	13,5	4,27	6,08	5,08
$F_3$ XIV—30—13, selbstbefr.										
—c	<sup>2</sup> / <sub>9</sub> 1920	28	37	32,8	7	9	7,9	3,75	4,50	4,16
—a	»	30	41	35,1	7	12	8,5	3,67	4,88	4,16
—b	»	31	45	38,1	8	11	9,1	3,60	5,00	4,21
—d	»	30	36	32,9	7	8	7,7	3,75	5,14	4,29
—f	»	33	50	39,1	7	13	8,7	3,58	6,86	4,62
—e	»	32	54	40,9	6	13	8,9	3,80	5,75	4,68
Mittel	—	32,8	40,9	36,5	7,7	9,1	8,5	4,16	4,68	4,35
$F_2$ XIV—30—12 .....	1919	69	90	80,3	13	18	15,2	4,29	6,08	5,32
$F_3$ XIV—30—12, selbstbefr.										
—c	<sup>2</sup> / <sub>9</sub> 1920	40	51	48,1	10	16	11,8	3,38	4,70	4,10
—a	»	39	53	42,7	8	13	9,3	4,08	5,38	4,70
—b	»	37	57	43,3	7	13	8,8	4,08	6,14	5,03
Mittel	—	42,7	48,1	44,7	8,8	11,8	10,0	4,10	5,03	4,61
$F_2$ XIV—30—3 .....	1919	80	101	90,6	15	19	16,5	4,63	6,20	5,51
$F_3$ XIV—30—3, selbstbefr.										
—c	<sup>27</sup> / <sub>3</sub> 1920	39	61	45,6	12	17	13,2	2,93	3,92	3,40
—f	»	46	55	50,6	12	15	13,6	3,20	4,58	3,56
—g	»	47	75	54,4	11	16	13,5	3,43	4,69	4,04
—d	»	46	58	52,4	8	15	13,2	3,13	5,75	4,07
h	»	30	45	36,9	8	9	8,8	3,56	5,11	4,19
—c	»	39	52	46,7	9	14	11,2	3,14	5,14	4,30
a	»	36	52	45,7	8	12	10,4	4,00	5,38	4,41
—b	»	32	59	43,8	8	13	8,9	3,09	5,30	4,64
4	»	43	57	51,2	9	12	10,8	4,30	5,30	4,75
—10	»	30	64	44,6	7	10	9,2	3,00	7,00	4,95
Mittel	—	36,9	54,4	47,2	8,8	13,6	11,3	3,40	4,95	4,23

Pflanze	Gemessen	Länge			Breite			Relative Länge		
		Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel
$F_2$ XIV—30—9 .....	1919	85	101	93,2	15	18	16,6	4,72	6,06	5,63
$F_3$ XIV—30—9, selbstbefr.										
—g	$\frac{1}{9}$ 1920	38	60	46,2	10	14	12,0	3,45	4,91	3,85
—c	»	49	68	60,1	12	18	14,8	3,59	4,85	4,10
—h	»	42	58	50,4	10	14	11,6	3,82	5,30	4,37
—e	»	49	65	59,4	11	16	13,4	3,75	5,00	4,47
—b	»	47	64	55,7	11	15	12,4	3,62	5,18	4,52
—28	»	47	67	51,7	7	14	10,8	3,92	7,57	4,97
—a	»	45	77	58,0	9	14	11,4	4,09	5,60	5,10
—12	»	34	73	51,2	7	13	9,8	4,25	6,20	5,22
—d	»	53	64	57,9	10	14	11,1	3,93	5,82	5,26
—f	»	52	63	56,8	9	13	10,8	4,54	6,00	5,29
Mittel	—	46,2	60,1	54,7	9,8	14,8	11,8	3,85	5,29	4,72
$F_2$ XIV—30—10 .....	1919	85	94	89,9	12	18	15,3	4,89	7,58	5,90
$F_3$ XIV—30—10, selbstbefr.										
—g	$\frac{1}{9}$ 1920	46	65	54,7	11	15	12,1	4,18	5,08	4,53
—h	»	45	75	55,4	10	18	12,1	3,83	5,40	4,61
—20	»	45	61	54,8	10	15	11,9	3,64	6,00	4,69
—a	»	46	83	56,6	10	15	12,0	3,83	5,53	4,72
—c	»	44	65	53,9	9	14	10,7	4,00	6,22	5,08
—i	»	42	63	49,5	8	12	9,7	4,36	5,63	5,12
—d	»	41	57	47,2	7	11	9,2	4,36	5,86	5,20
—b	»	46	68	56,6	9	13	11,0	3,83	6,80	5,23
—f	»	51	79	59,4	9	14	11,2	4,38	6,22	5,36
—e	»	50	82	61,7	10	13	10,7	4,55	7,20	5,76
Mittel	—	47,2	61,7	55,0	9,2	12,1	11,1	4,53	5,76	5,03
$F_2$ XIV—30—6 .....	1919	80	108	97,4	15	20	16,4	5,33	6,53	5,95
$F_3$ XIV—30—6, selbstbefr.										
—a	$\frac{21}{8}$ 1920	48	74	62,3	10	18	15,3	3,60	4,80	4,10
—d	»	32	46	40,6	8	11	9,4	3,90	5,13	4,33
—e	»	32	62	43,2	7	12	8,8	4,00	6,50	4,90
—b	»	36	48	41,1	7	10	8,4	4,00	6,00	4,95
—c	»	43	59	50,6	8	12	9,5	4,75	5,90	5,35
—f	»	47	62	55,6	8	11	9,8	5,30	5,88	5,68
—g	»	45	50	47,0	7	8	7,4	5,63	6,86	6,38
Mittel	—	40,6	62,3	48,6	7,4	15,3	9,8	4,10	6,38	5,10
$F_2$ XIV—30—1 .....	1919	65	80	74,0	11	13	12,4	5,15	6,67	5,96
$F_3$ XIV—30—1, selbstbefr.										
—25	$\frac{27}{8}$ 1920	37	52	43,2	7	11	9,5	3,80	5,67	4,60
—a	»	32	53	42,4	7	11	8,8	4,25	5,30	4,79



Pflanze	Gemessen	Länge			Breite			Relative Länge		
		Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	Mittel
$F_3$ XIV—30—1, selbstbefr.										
—f	$27/8$ 1920	31	50	35,3	7	10	8,1	4,13	5,56	4,85
—d	»	41	65	52,8	9	12	10,3	4,10	5,91	5,13
—e	»	36	50	41,5	7	10	8,1	4,50	5,63	5,14
—g	»	32	55	40,7	6	12	7,7	4,57	6,17	5,36
—b	»	38	61	47,2	7	12	8,8	4,58	6,86	5,49
—c	»	31	59	46,5	7	11	8,4	4,93	6,75	5,56
Mittel	—	35,3	52,8	43,7	7,7	10,3	8,7	4,60	5,56	5,12

den Mitteln in Länge und Breite der beiden Jahren 1919 und 1920 viel grösser ist als der Unterschied zwischen den Mitteln der relativen Länge, wo er fast gleich Null ist. *Dies zeigt, dass die relative Länge ein weniger modifizierbarer Charakter als die absolute Länge und Breite ist.* Da die Nachkommen der beiden  $P$ -Pflanzen keinen grossen Unterschied zeigen, wird man die Spaltung in  $F_2$  durch die Annahme verschiedener Gene und intermediärer  $F_1$ -Formen erklären können.

Bei der *Kreuzung VI* (1917—9—6  $\times$  1917—13—5, Tab. 41—43) sind nur wenige Messungen ausgeführt worden. Es konnte aber auch hier eine genotypische Spaltung in  $F_2$  nachgewiesen werden. 4  $F_2$ -Pflanzen wurden 1919 gemessen und selbstbestäubt, und 1920 wurden ihre Nachkommen gemessen. Es zeigte sich, dass die  $F_3$ -Generationen den entsprechenden  $F_2$ -Pflanzen ähnelten. Eine genotypische Spaltung war also hier sicher vorhanden. Die  $F_2$ -Pflanze VI—2—4 hatte zwar ein höheres Mittel als VI—2—2, während es bei den  $F_3$ -Generationen umgekehrt war, die Unterschiede waren aber in beiden Fällen nur klein und deswegen sicher nur modifikativer Natur. Interessant ist, dass *alle Mittel der  $F_3$ -Generationen kleiner als die entsprechenden der  $F_2$ -Pflanzen waren.* Diese Erscheinung ist in der folgenden Kreuzung XIV noch deutlicher und wird wohl ein Einfluss der verschiedenen Jahren 1919 und 1920 sein.

Dass auch hier Länge und Breite ziemlich unabhängig voneinander spalten, geht daraus hervor, dass die kleinste Länge und grösste Breite bei derselben  $F_3$ -Generation vorkamen.

Best analysiert ist die *Kreuzung XIV* (1917—20—5  $\times$  1917—17—6, Tab. 44—48), wo die früher als systematisch unsicher bezeichnete Pflanze 1917—17—6 Pollenpflanze war. Zwar habe ich von den Nachkommen

dieser Pflanze keine Messungen, da ich solche Nachkommen nie bekam, dagegen habe ich von einigen Pflanzen derselben Samenprobe Messungen ausgeführt, und diese zeigen, dass sowohl schmalblättrige als ziemlich breitblättrige vorkamen, obgleich jene zahlreicher waren. Diese  $P$ -Pflanze wird deswegen sehr wahrscheinlich schmalblättrig gewesen sein, während die Nachkommen der anderen  $P$ -Pflanze 1917—20—5 breitblättrig waren. Die  $F_1$ -Pflanzen waren schmalblättrig, und daraus wird es ziemlich sicher, dass auch die  $P$ -Pflanze 1917—17—6 es war. Zwei  $F_2$ -Generationen wurden gemessen. Die eine, nach der nicht gemessenen  $F_1$ -Pflanze XIV—1, war verhältnismässig wenig variabel und, obgleich es wahrscheinlich ist, dass auch hier eine genotypische Spaltung vorliegt, ist es jedoch unsicher, da  $F_3$  bis jetzt nicht untersucht worden ist. Bei der anderen  $F_2$ -Generation, nach der gemessenen schmalblättrigen  $F_1$ -Pflanze XIV—30 (Mittel 4,13), von welchen 13 Pflanzen gemessen und selbstbestäubt wurden, war die Variabilität etwas grösser, und zwar war das Mittel viel höher als bei den Nachkommen von XIV—1, was aber wenigstens grösstenteils dadurch erklärt werden kann, dass diese 1920, jene 1919 erzogen wurde. *Den Einfluss dieses Jahres bei der Kreuzung VI habe ich schon erwähnt, er tritt auch hier scharf hervor, da alle 11  $F_3$ -Generationen viel niedrigere Zahlen als die entsprechenden  $F_2$ -Pflanzen zeigen, während die  $F_2$ -Generation eine entsprechend höhere Zahl als die  $F_1$ -Pflanze aufweist.*

In der Tabelle 48 sind die  $F_3$ -Generationen nach der steigenden relativen Länge der  $F_2$ -Pflanzen geordnet. Wenn der Typus der  $F_2$ -Pflanze streng vererbt wird, müssen die Mittel der  $F_3$ -Generationen also auch in steigender Reihe sein. Dies ist aber nicht der Fall. Die vier  $F_2$ -Pflanzen mit den höchsten Mitteln haben zwar auch die  $F_3$ -Generationen mit den höchsten Mitteln und sogar in derselben Reihe, und dies zeigt, dass hier mit Sicherheit eine genotypische Spaltung vorliegt. Bei den ersten  $F_3$ -Generationen ist aber die Ordnung ganz anders als bei den  $F_2$ -Pflanzen. Die Unterschiede sind aber hier so klein, dass viele höchst wahrscheinlich demselben genotypischen Verhältnis zwischen Länge und Breite entsprechen, so die Mittel 4,11, 4,21, 4,23, 4,29, 4,35. Die entsprechenden  $F_2$ -Pflanzen waren also wahrscheinlich nur Modifikationen eines einzigen genotypischen Verhältnis. Das Mittel 3,82 entspricht aber sicher einem mehr breitblättrigen Typus, die Mittel 4,61 und 4,72 repräsentieren dagegen einen mehr schmalblättrigen, während die drei letzten, 5,03, 5,10, 5,12, einem noch mehr schmalblättrigen entsprechen. Wir würden also die  $F_3$ -Genera-

tion nach den Mitteln in vier Gruppen einteilen können. Da die  $F_2$ -Generationen zeigen, dass auch hier Länge und Breite selbständig variieren (36,5—55,0, bzw. 8,5—13,3), wird man die Resultate in folgender Weise erklären können.

Wenn in bezug auf Länge und Breite je ein allelomorphes Paar mit intermediärer Wirkung der Gene und völlig unabhängiger Spaltung vorhanden ist, so wird man fünf Gruppen von Genotypen erwarten, nämlich, wenn die betreffenden Paare  $S$  und  $s$  für die Länge und  $T$  und  $t$  für die Breite bezeichnet werden, I  $TTss$ , II  $TTSs$ ,  $Ttss$ , III  $TTSS$ ,  $TtSs$ ,  $ttss$ , IV  $TtSS$ ,  $ttSs$ , V  $ttSS$ . Innerhalb jeder Gruppe wird die relative Länge dieselbe sein, die absolute Länge und Breite werden dagegen verschieden sein können. Dies ist auch in meinen Gruppen der Fall, da z. B. in der einen Gruppe die Nachkommen von XIV—30—2 eine mittlere Länge von 50,8 und eine mittlere Breite von 12,2 aufweisen, während die entsprechenden Zahlen bei den Nachkommen von XIV—30—13 36,5 und 8,5 waren. Die Mittel der relativen Länge waren 4,21 bzw. 4,35, also ziemlich gleich. In der meist schmalblättrigen Gruppe kamen die Mittel 43,7 und 8,7 (XIV—30—1) bzw. 55,0 und 11,1 (XIV—30—10) vor, also eine ähnliche Differenz, obgleich die relative Länge auch hier fast dieselbe, 5,12 bzw. 5,03, war.

Wenn diese Erklärung richtig ist, würde man unter 16  $F_2$ -Pflanzen 1 von der Gruppe I, 4 der Gruppe II, 6 der Gruppe III, 4 der Gruppe IV und 1 der Gruppe V erwarten. Da das niedrigste  $F_2$ -Mittel 3,82 höher als das Mittel der Nachkommen der breitblättrigen  $P$ -Pflanze (3,46) war, wird diese  $F_2$ -Pflanze wahrscheinlich der Gruppe II gehören, und keine  $F_2$ -Pflanze der Gruppe I würde also untersucht worden sein. Andererseits ist das höchste  $F_2$ -Mittel 5,12 nur wenig unterhalb des höchsten Mittels der Pflanzen aus derselben Samenprobe wie die schmalblättrige  $P$ -Pflanze, 5,29, und diese  $F_2$ -Pflanze wird deswegen wahrscheinlich der Gruppe V gehören. Dann würden also die gefundenen Zahlen in  $F_2$  0 der Gruppe I, 1 der Gruppe II, 5 der Gruppe III, 2 der Gruppe IV und 3 der Gruppe V sein, während theoretisch 0,6875, 2,75, 4,125, 2,75 bzw. 0,6875 zu erwarten waren. Die Übereinstimmung ist bei der kleinen Zahl ziemlich gut, und die Erklärung *kann* deswegen richtig sein. Ob sie es ist, wird aber erst nach viel grösseren Versuchen mit Sicherheit konstatiert werden können. Wahrscheinlich sind aber nur wenig Gene, die auf die Blattform einwirken, vorhanden, obgleich es sehr wohl möglich ist, dass auch hier die kontinuierliche Variabilität teilweise durch Polymerie



in der von NILSSON-EHLE in seinen berühmten Untersuchungen (1909) zuerst nachgewiesenen Weise zustande kommt.

In vielen  $F_3$ -Generationen ist die Variabilität so gross, dass man eine genotypische Spaltung annehmen muss. Eine solche würde natürlich auch theoretisch oft zu erwarten sein. Mit Sicherheit kann man dies aber erst nach der Untersuchung der entsprechenden  $F_4$ -Generationen nachweisen, da es sonst nicht möglich ist zu entscheiden, was Modifikation und was genotypische Spaltung ist.

Aus dieser Untersuchung über die Blattform geht also hervor, dass es verschiedene vererbare Formtypen gibt, dass diese dadurch zustande kommen, dass Gene für Länge und Breite mehr oder weniger frei kombiniert werden können, dass Heterozygoten mehr oder weniger intermediär sind, dass nach Kreuzungen genotypische Spaltung in  $F_2$  vorkommt und dass diese Spaltung von verhältnismässig wenigen Genen verursacht wird.

#### WUCHS.

Die Art *Whitneyi* kann im Wuchs sehr verschieden sein, und es kommen viele Typen vor, die aber schwer zu beschreiben und auch oft schwer abzugrenzen sind. Ein verhältnismässig gut abgegrenzter Typus ist der niedrige, dichte, oft fast kugelige mit sehr kurzen Internodien, die z. B. von den Pflanzen III—2—2, Fig. 5, und III—6—2, Fig. 11, repräsentiert wird. Über diesen Typus habe ich einige genetische Untersuchungen ausgeführt, die die Art ihrer Vererbung klar machen. Er wird im folgenden den »dichten« Typus genannt, während die höhere, lockere Form den »lockeren« bezeichnet wird.

*Kreuzung IV*, 1917—8—6  $\times$  1917—1—7.

Die *P*-Pflanze 1917—8—6 hatte eine Nachkommenschaft, die aus 9 dichten Pflanzen bestand, die Nachkommen der anderen *P*-Pflanze waren alle, etwa 30, mehr oder weniger locker. Diese Kreuzung war also *dicht*  $\times$  *locker*. Die  $F_1$ -Pflanzen waren alle mehr oder weniger locker, und in  $F_2$  trat Spaltung in dichte und mehr oder weniger lockere ein. Die Zahlen waren 1919 56 locker und 21 dicht, 1920 20 locker und 6 dicht, also zusammen 76 locker und 27 dicht. Nach dem Verhältnis 3 : 1 waren 77,25 bzw. 25,75  $\pm$  4,395 zu erwarten, und die gefundenen Zahlen zeigen also eine gute Übereinstimmung mit den theoretischen. Es dominierte in dieser Kreuzung also locker über dicht, obgleich diese Dominanz wohl nicht vollständig war. Wahrscheinlich nehmen die Heterozygoten eine Zwischenstellung ein. Die

Spaltung in  $F_2$  war deutlich monohybrid und nur ein Gen war also an dieser Spaltung, wenigstens in bezug auf den Hauptunterschied, beteiligt.

*Kreuzung XVII*, 1917—26—a  $\times$  1917—32—a und *Kreuzung XX*, 1917—32—a  $\times$  1917—26—a. Diese sind reziproke Kreuzungen.



Fig. 5.  $F_2$ -Pflanzen nach III—2 (III—2—1, III—2—2, III—2—3).



Fig. 6.  $F_2$ -Pflanzen nach III—2 (III—2—5, III—2—6, III—2—7).

Die Nachkommen von 1917—26—a waren mehr oder weniger locker (etwa 30), die von 1917—32—a waren dagegen alle 31 dicht. Die Kreuzungen waren also locker  $\times$  dicht (XVII) und dicht  $\times$  locker (XX). In beiden waren die  $F_1$ -Pflanzen locker und trat in  $F_2$  eine Spaltung ein. Die Zahlen in  $F_2$  waren nach XVII—1 17 locker und 3

dicht, nach XX—2 13 locker und 9 dicht. Wenn beide diese  $F_2$ -Generationen zusammen genommen werden, sind also die Zahlen 30 locker und 12 dicht, während nach dem Verhältnis 3 : 1 31,5 : 10,5 zu erwarten waren. Auch hier ist also die Übereinstimmung zwischen den gefundenen und den theoretischen Zahlen sehr gut, und die Spaltung war also auch hier monohybrid.

*Kreuzung III, 1917—5—4  $\times$  1917—26—a.*

Die Nachkommen von 1917—26—a waren, wie schon erwähnt, locker, über den Wuchstypus der Nachkommen von 1917—5—4 habe ich 1918, als ich 62 Individuen hatte, leider keine Notizen gemacht, und 1920, als ich einen neuen Aussaat machte, waren die Pflanzen so wenig und ausserdem wegen später Ausspflanzung so schwach, dass es nicht möglich war, den Wuchstypus zu bestimmen.

Die  $F_1$ -Pflanzen waren wahrscheinlich mehr oder weniger locker, obgleich ich auch hierüber 1918 keine Notizen machte und 1920 den Typus nicht sicher feststellen konnte. In verschiedenen  $F_2$ -Generationen trat aber eine Spaltung ein, wobei Pflanzen vom dichten Typus ausgespaltet wurden. In der Nachkommenschaft von III—2 wurden die Zahlen festgestellt und diese waren 131 locker und 38 dicht. Nach dem Verhältnis 3 : 1 waren  $126,75 : 42,25 \pm 5,629$  zu erwarten. Diese Spaltung war also deutlich monohybrid. Die Fig. 5 und 6 zeigen verschiedene Pflanzen aus dieser Nachkommenschaft. Auch in  $F_2$  nach III—4 und III—6 trat eine ähnliche Spaltung ein, wie die Fig. 7—12 zeigen, eine Zählung wurde hier aber nicht ausgeführt. Diese Ausspaltung von Pflanzen des dichten Typus zeigt, dass die  $P$ -Pflanze 1917—5—4 entweder dicht oder heterozygotisch locker gewesen ist.

Da ich 1920 mehrere  $F_3$ -Generationen dieser Kreuzung erzog, habe ich den Wuchstypus dieser  $F_3$ -Pflanzen mit denjenigen der entsprechenden  $F_2$ -Pflanze verglichen um in dieser Weise festzustellen, ob diese ausgespalteten dichten Formen wirklich konstant waren, wie man bei einem rezessiven Typus erwarten müsste. Das Resultat war folgendes.

Die dichte  $F_2$ -Pflanze III—2—2 hatte 22 dichte Nachkommen.

»	»	»	III—2—8	»	22	»	»
»	»	»	III—2—13	»	7	»	»
»	»	»	III—4—15	»	22	»	»
»	»	»	III—4—17	»	24	»	»
»	»	»	III—6—2	»	13	»	»
»	»	»	III—6—4	»	17	»	»





Fig. 7.  $F_2$ -Pflanzen nach III—4 (III—4—1, III—4—2, III—4—3, III—4—5).



Fig. 8.  $F_2$ -Pflanzen nach III—4 (III—4—6, III—4—7, III—4—8, III—4—9, III—4—10).



Fig. 9.  $F_2$ -Pflanzen nach III—4 (III—4—11, III—4—12, III—4—13, III—4—14).

Die lockere  $F_2$ -Pflanze III—2—3 hatte 28 lockere Nachkommen.

» » » III—2—10 » 13 » »

» » » III—4—16 » 18 » »

» » » III—6—1 » 13 » und 3 dichte

Nachkommen.

Die lockere  $F_2$ -Pflanze III—6—3 hatte 19 lockere Nachkommen.

Die ziemlich lockere  $F_2$ -Pflanze III—2—6 hatte 10 lockere, 5 dichte Nachkommen.

Die ziemlich lockere  $F_2$ -Pflanze III—2—7 hatte 14 lockere, 4 dichte Nachkommen.

Hieraus geht hervor, dass alle die 7 dichten  $F_2$ -Pflanzen nur dichte Nachkommen hatten, wie nach der Theorie zu erwarten war. Zwar waren sie nicht völlig gleich sondern ein wenig verschieden, dies war aber wahrscheinlich nur Modifikation, und sie waren immer von den ausgeprägt lockeren sehr leicht und meistens auch von den Zwischenformen sicher zu unterscheiden. Von den lockeren hatten 4 nur lockere Nachkommen und waren also Homozygoten, während die 3 anderen in  $F_3$  wieder aufspalteten und zwar ungefähr im Verhältnis 3 : 1. Zusammen waren hier 37 locker und 12 dicht vorhanden, während die berechneten Zahlen 36,75 bzw. 12,25 waren, und die Übereinstimmung ist also so gut, wie es überhaupt möglich ist. Zwei dieser  $F_2$ -Pflanzen mit spaltenden Nachkommenschaften waren weniger locker als die homozygotisch lockeren, die dritte (III—6—1) dagegen war, wie die Fig. 11 zeigt, ausgeprägt locker. Es ist deswegen wohl oft aber sicher nicht immer möglich, die homozygotisch und die heterozygotisch lockeren schon phaenotypisch zu unterscheiden. Höchst wahrscheinlich kommen aber auch andere Gene vor, die den lockeren Typus verändern.

Die Resultate auch dieser Kreuzung bestätigen also den Schluss, dass locker über dicht mehr oder weniger vollständig dominiert und dass die Spaltung in  $F_2$  in dieser Beziehung monohybrid ist.

*Kreuzung X*, 1917—20—5  $\times$  1917—1—5.

Auch hier sind die Nachkommen der einen  $P$ -Pflanze, 1917—1—5, in bezug auf den Wuchstypus nicht untersucht worden. Die Nachkommen von 1917—20—5 waren aber mehr oder weniger locker. Auch die  $F_1$ -Pflanzen waren mehr oder weniger locker, und in  $F_2$  trat eine Spaltung in lockere und dichte ein. Die Zahlen in  $F_2$  wurden nicht festgestellt, einige  $F_2$ -Pflanzen wurden aber selbstbestäubt und

die  $F_3$ -Pflanzen in bezug auf den Wuchstypus untersucht mit dem folgenden Resultat.

Die dichte  $F_2$ -Pflanze X—2—5 hatte 11 dichte Nachkommen.

» X—2—7 » 27 » »



Fig. 10.  $F_2$ -Pflanzen nach III—4 (III—4—15, III—4—16, III—4—17, III—4—18).



Fig. 11.  $F_2$ -Pflanzen nach III—6 (III—6—3, III—6—2, III—6—1).

Die lockere  $F_2$ -Pflanze X—2—8 hatte 9 lockere, 3 dichte Nachkommen.

Auch hier war also die dichte Form ein rezessiver, in  $F_3$  konstanter Typus. Die  $F_2$ -Pflanze X—2—8 muss heterozygotisch gewesen sein, da ihre Nachkommenschaft im Verhältnis 3 : 1 aufspaltete.

*Aus allen diesen Kreuzungen geht also hervor, dass der niedrige,*



dichte, rundliche Typus dem höheren lockeren gegenüber eine rezessive Form darstellt. Bei den genauer analysierten Kreuzungen hat sich der Hauptunterschied als durch nur ein Gen verursacht gezeigt. Dieses Gen nenne ich *R* und sein Allelomorph *r*. Die *rr*-Pflanzen sind



Fig. 12.  $F_2$ -Pflanzen nach III—6 (III—6—4, III—6—5, III—6—6, III—6—7, III—6—8)



Fig. 13. Kreuzung XIV. Verwandten der *P*-Pflanzen (1917—20—5—4, 1920—317—2, 1920—317—1; 1920—317 = 1917—17).

dann alle niedrig und dicht, die *RR*-Pflanzen höher und locker, die *Rr*-Pflanzen auch locker, aber vielleicht nicht in demselben Grade wie die *RR*-Individuen. Ausser diesem Genenpaare kommen bei *Whitneyi* sicher auch andere vor, die den Wuchstypus beeinflussen, meine Untersuchungen hierüber sind aber noch nicht abgeschlossen.

Nach BAUR (1910) kommen auch bei *Antirrhinum* verschiedene Wuchstypen vor, deren Unterschiede aber teilweise durch Gene für die Blütenfarbe verursacht sind. Um festzustellen, ob dies auch bei *Go-*



Fig. 14. Kreuzung XIV. Eine  $F_3$ -Pflanze (XIV—30—10—20) und zwei  $F_1$ -Pflanzen (1920—216—1, 1920—216—2).



Fig. 15.  $F_2$ -Pflanzen nach XIV—1 (XIV—1—10, XIV—1—17, XIV—1—18).

*detia* der Fall ist, habe ich in einigen Fällen die Blütenfarben der verschiedenen Typen notiert.

In der Kreuzung IV trat in  $F_2$  gleichzeitig Spaltung in der Blütenfarbe und im Wuchstypus ein. Die Zahlen waren im Jahre 1920:

locker, rot, Seitenränder hell 17, nach dem Verhältnis 9 : 3 : 3 : 1 berechnet 14,625.

locker, rot 3, nach dem Verhältnis 9 : 3 : 3 : 1 berechnet 4,875,  
 dicht, rot, Seitenränder hell 3, nach dem Verhältnis 9 : 3 : 3 : 1 be-  
 rechnet 4,875,  
 dicht, rot 3, nach dem Verhältnis 9 : 3 : 3 : 1 berechnet 1,625.



Fig. 16.  $F_2$ -Pflanzen nach XIV—30.

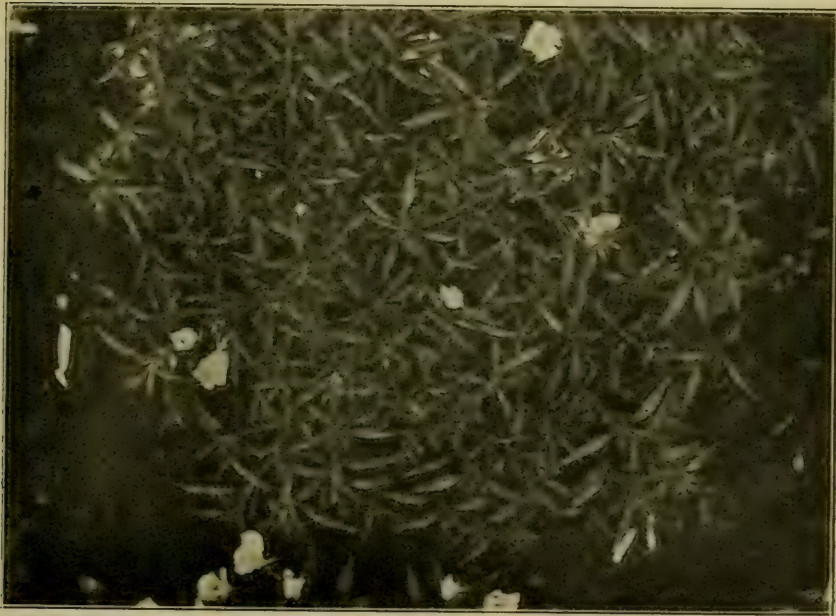


Fig. 17.  $F_2$ -Pflanze nach XIV—30, von oben gesehen.

Da also lockere und dichte von beiden Farbentypen vorkommen, kann das Gen  $F$  selbst nicht den Unterschied im Wuchstypus verursacht haben. Wahrscheinlich kommt auch keine Koppelung zwischen  $F$  und  $R$  oder  $r$  vor, da die Abweichungen vom theoretischen Verhältnis



9 : 3 : 3 : 1 nur klein sind, die Zahlen sind aber zu klein um sichere Schlüsse zu erlauben.

In  $F_3$  der *Kreuzung III* wurde auch gleichzeitig Spaltung in Farbe und Wuchs beobachtet und die Zahlen in der Tabelle 49 wurden festgestellt.

Wie aus diesen Zahlen hervorgeht, hat das Gen  $E$  selbst keine Einwirkung auf die Spaltung im Wuchstypus, und eine Koppelung



Fig. 18.  $F_3$ -Pflanzen nach XIV—30 (XIV—30—2—22, XIV—30—3—4, XIV—30—3—22).



Fig. 19.  $F_3$ -Pflanzen nach XIV—30 (XIV—30—1—25, XIV—30—9—12, XIV—30—9—28).

zwischen ihm und  $R$  oder  $r$  kommt sicher auch nicht vor, da die gefundenen Zahlen mit den berechneten fast völlig übereinstimmen.

Auch in den Kreuzungen XVII und XX kam gleichzeitig Spaltung in Blütenfarbe und Wuchstypus vor. Da aber die Farbenspaltung hier noch nicht genügend analysiert ist, kann ich hier nicht darauf eingehen.

*Anscheinend wird also der hier in Frage kommende Unterschied*

TABELLE 49. Spaltung in Blütenfarbe und Wuchs in  $F_3$  nach III—2.

$F_2$ -Pflanze	locker, rot	locker, gefleckt	dicht, rot	dicht, gefleckt
III—2—6.....	9	1	4	1
III—2—7.....	9	4	3	1
Summe	18	5	7	2
berechnet nach 9:3:3:1	18	6	6	2

im Wuchstypus nicht durch Farbgene bewirkt. Auch wird das Gen  $R$  von den Genen  $E$  und  $F$  wahrscheinlich unabhängig vererbt.

Kreuzung XIV, 1917—20—5  $\times$  1917—17—6.

In dieser Kreuzung habe ich die früher erwähnte systematisch unsichere Pflanze 1917—17—6 als eine  $P$ -Pflanze benutzt. Sie hatte einen ziemlich dichten Typus mit langen Zweigen und langem lockeren Blütenstand, war also dem früher erwähnten dichten Typus nicht ähnlich. Die Nachkommen von 1917—20—5 waren, wie schon erwähnt, locker. Die  $F_1$ -Pflanzen waren verschieden, einige ziemlich dicht, andere dagegen locker (Fig. 14). Zwei wurden selbstbestäubt, leider habe ich aber den Wuchstypen dieser beiden nicht genau notiert und die Pflanzen auch nicht photographiert, da ich erst im folgenden Jahre das Photographieren begann. Die  $F_2$ -Generation nach der einen Pflanze XIV—1 zeigte eine deutliche Spaltung in lockere und dichte Pflanzen, wie die Fig. 15 zeigt und wie auch zu erwarten war. Die  $F_2$ -Generation nach der anderen  $F_1$ -Pflanze XIV—30 bestand dagegen fast nur aus niedrigen, dichten, zuweilen auf dem Boden ausgebreiteten Individuen (Fig. 16 und 17). Es kamen zwar kleinere Verschiedenheiten vor, wirklich lockere Individuen waren aber kaum vorhanden, obgleich der etwas dichte Stand vielleicht die richtige Ausbildung des Typus etwas erschwerte. In  $F_3$  kamen kleine aber deutliche Verschiedenheiten zwischen den Generationen, die zuweilen ziemlich homogen waren, zuweilen deutlich spalteten, vor, wie die Fig. 14, 18 und 19 zeigen. Eine genotypische Spaltung muss also auch hier in  $F_2$  vorhanden gewesen sein, obgleich nicht so deutlich wie nach XIV—1. Während also die Resultate nach XIV—1 der Erwartung völlig entsprachen, sind die Resultate nach XIV—30 noch unerklärt. Wahrscheinlich wird diese  $F_1$ -Pflanze dichter als XIV—1 gewesen sein, da ja die  $F_1$ -Pflanzen verschieden waren, da aber die Nachkommen von 1917—20—5 locker waren, würde man jedoch auch nach XIV—30 eine deutliche Spaltung erwartet haben. Das Ausbleiben einer solchen

würde man aber durch die Annahme von mehreren Genen erklären können. Ob dies die richtige Erklärung ist oder nicht, wird hoffentlich durch weitere Versuche festgestellt werden können.

## B. VERSUCHE MIT *G. AMOENA*.

### BLÜTENFARBE.

Von der Art *amoena* habe ich in meinen Kreuzungen drei verschiedene Blütentypen gehabt (Fig. 20).

*Typus I*: rosa, mit einem violettroten Fleck quer über die Mitte des Kronenblattes, im folgenden »Querfleck« genannt (Taf. I, Fig. 20).

*Typus II*: rosa, mit einem roten Fleck an der Basis des Kronenblattes, im folgenden »Basalfleck« genannt (Taf. I, Fig. 21).

*Typus III*: rosa, mit sowohl Querfleck als Basalfleck (Taf. I, Fig. 22).

Alle drei Typen waren also rosa, und diese Farbe besaßen auch alle ihre Nachkommen, sowohl nach Selbstbestäubung als nach Kreuzungen untereinander.

Zwischen den Typen III und II wurde eine Kreuzung ausgeführt, nämlich Kreuzung IX, 1917—16—4  $\times$  1917—15—10. Die *P*-Pflanze vom Typus III (1917—16—4) hatte eine Nachkommenschaft, die aus 9 Pflanzen vom Typus I, 13 vom Typus II und 12 vom Typus III bestand. Während die Spaltung in bezug auf den Basalfleck ungefähr das Verhältnis 3 : 1 (25 : 9) zeigt, ist das Verhältnis in bezug auf den Querfleck etwa 1,6 : 1 (21 : 13). Auch bei einer anderen selbstbestäubten Pflanze (1917—30—a) war ein ähnliches Resultat vorhanden (9 : 29 : 34), und ich habe deswegen vermutet, dass hier eine unregelmäßige Spaltung vorliegen könnte. Wie ich schon erwähnt (S. 146), waren die Zahlen aber rein zufällig oder durch eine schwache Selektion entstanden, da bei späterer Keimung der Samen in Petrischalen andere Verhältnisse erhalten wurden. Von den Nachkommen von 1917—16—4 wurden wieder zwei mit dem Typus III selbstbestäubt und diese gaben wieder Spaltung, bei 1917—16—4—22 in 70 vom Typus I, 69 vom Typus II und 136 vom Typus III, bei 1917—16—4—13 in 54 vom Typus I, 65 vom Typus II und 116 vom Typus III. Das Verhältnis war also hier in bezug auf jeden Fleck für sich etwa 3 : 1, in bezug auf beide gleichzeitig 1 : 1 : 2. Pflanzen ohne Flecke kamen nicht vor.

Die andere *P*-Pflanze vom Typus II hatte Nachkommen, die alle 33 von demselben Typus waren.



Die  $F_1$ -Pflanzen waren entweder vom Typus II (5) oder vom Typus III (6). Eine Spaltung trat also ein in bezug auf den Querschnitt, nicht aber in bezug auf den Basalfleck. Dies ist mit der Erwartung übereinstimmend, da der Querschnitt bei 1917—16—4 heterozygotisch, der Basalfleck bei 1917—15—10 dagegen homozygotisch vorhanden war.

Drei  $F_1$ -Pflanzen vom Typus II (IX—5, IX—9, IX—31) wurden selbstbestäubt, gaben aber nur Pflanzen desselben Typus in der Gesamtzahl von 335 (158 + 139 + 38). Drei  $F_1$ -Pflanzen vom Typus III (IX—1, IX—27, IX—30) wurden selbstbestäubt, sie gaben aber alle wieder Spaltung in die drei Typen. Die Zahlen der einzelnen Pflanzen sind in der Tabelle 50 angegeben, zusammen waren sie 52



Fig. 20. Farbentypen von *amoena*. Einfache und gefüllte Blüten.

vom Typus I, 71 vom Typus II und 134 vom Typus III und zeigten also ungefähr das Verhältnis 1 : 1 : 2, nach welchem  $64,25 \pm 6,942$ ,  $64,25 \pm 6,942$  bzw.  $128,5 \pm 8,016$  berechnet waren.

Einige  $F_2$ -Pflanzen wurden auch selbstbestäubt, und hier gaben drei vom Typus I (IX—1—11, IX—1—13, IX—1—14) nur Pflanzen von diesem Typus in der Gesamtzahl von 149 (90 + 23 + 36), während drei vom Typus III (IX—1—1, IX—1—2, IX—1—3) wieder Spaltung gaben und zwar alle zusammen in 67 vom Typus I, 53 vom Typus II und 120 vom Typus III, also auch hier ungefähr im Verhältnis 1 : 1 : 2. Berechnet waren  $60 \pm 6,708$ ,  $60 \pm 6,708$  bzw.  $120 \pm 7,746$ . Die Zahlen der einzelnen Pflanzen sind in der Tabelle 50 mitgeteilt.

Aus diesen Resultaten geht also hervor, dass alle untersuchten Pflanzen von den Typen I und II bei Selbstbestäubung nur Pflanzen von demselben Typus gaben und also anscheinend homozygotisch waren, während alle vom Typus III wieder spalteten und zwar in alle drei Typen und ungefähr im Verhältnis 1 : 1 : 2. Die Zahlen in allen Nachkommenschaften von Pflanzen vom Typus III in der Verwandtschaft der Kreuzung IX sind in der Tabelle 50 zusammengestellt, und die nach dem Verhältnis 1 : 1 : 2 berechneten sind auch darin ange-

TABELLE 50.

Pflanze	G e f u n d e n			B e r e c h n e t	
	Typus I	Typus II	Typus III	Typus I oder II	Typus III
IX—1 .....	24	48	86	39,5 ± 5,443	79 ± 6,285
IX—27 .....	14	11	29	13,5 ± 3,182	27 ± 3,674
IX—30 .....	14	12	19	11,25 ± 2,905	22,5 ± 3,354
IX—1—2 .....	23	17	40	20 ± 3,873	40 ± 4,472
IX—1—3 .....	19	13	40	18 ± 3,674	36 ± 4,243
IX—1—4 .....	25	23	40	22 ± 4,062	44 ± 4,690
1917—16—4—13	54	65	116	58,75 ± 6,638	117,5 ± 7,665
1917—16—4—22	70	69	136	68,75 ± 7,181	137,5 ± 8,292
Summe	243	258	506	251,75 ± 13,741	503,5 ± 15,867

geben. Die Übereinstimmung zwischen den gefundenen und den berechneten Zahlen ist bei der Summe sehr gut, da die Abweichungen kleiner als die mittleren Fehler sind, und auch bei den meisten Einzelzahlen ist die Übereinstimmung nicht schlecht.

Von den in dieser Kreuzung gefundenen Regeln, dass die Typen I und II immer homozygotisch sind und der Typus III alle drei Typen wieder ausspaltet, habe ich in meinem Material zwei Ausnahmen gefunden, die aber vielleicht nur scheinbar sind. Eine Pflanze wurde als vom Typus I notiert, gab aber bei Selbstbestäubung Nachkommen aller drei Typen. Hier liegt sicher, wie ich schon in der vorläufigen Mitteilung vermutete (RASMUSON 1919) ein Beobachtungsfehler vor. Der kleine und oft geschwächte, immer neben den mehr violettroten grösseren Querspleck wenig hervortretenden Basalfleck ist sicher ganz einfach übersehen worden, da ich damals am Anfang der Untersuchungen stand und die Bedeutung der Typen noch nicht wusste. Die andere Ausnahme war die Pflanze 1917—28—10, die selbst vom Typus III war, aber Nachkommen von nur zwei Typen, I (8) und III (19), besass. Hier würde man ja auch Pflanzen vom Typus II er-

wartet haben, ihr Fehlen kann aber durch die kleine Zahl der Individuen erklärt werden.

Wenn man annimmt, dass diese letzte Ausnahme nur scheinbar ist, wird man vielleicht glauben aus den Resultaten dieser Kreuzung IX den Schluss ziehen zu können, dass alle Individuen vom Typus III Heterozygoten sind und bei Selbstbestäubung alle drei Typen ausspalten und zwar im Verhältnis 1 : 1 : 2. Dieses Verhältnis kommt zu stande, wenn nur ein allelomorphes Paar an der Spaltung beteiligt ist. Man würde dann auch annehmen müssen, dass das Gen für den Querspleck, das ich *K* nenne, und das Gen für den Basalspleck, das ich *L* nenne, Allelomorphe sind. Da aus den Kreuzungen mit *Whitneyi* (siehe Artkreuzungen, Blütenfarbe) hervorgeht, dass auch mit ungefleckten Typen Typus I und II in  $F_2$  das einfache monohybride Verhältnis (hier aber in der Form von 3 : 1) geben, würde hier ein Fall multipler Allelomorphismus vorliegen. Solche Fälle sind in den letzten Jahren bei mehreren Pflanzen und Tieren konstatiert worden. Zwar sind einige Fälle, die zuerst als solche gedeutet wurden, nur partielle Koppelungen, wie z. B. DEXTER (1918) in bezug auf das von NABOURS (1917 a, 1917 b) festgestellte Gen *I* in *Paratettix* hervorgehoben hat. Auch ist einer der logischen Gründe für die multiple Allelomorphismus, dass eine Mutation nicht gleichzeitig in zwei Loci vorkommen könne (MORGAN, STURTEVANT, MULLER and BRIDGES 1915) jetzt wertlos, da NILSSON-EHLE (1920) nachgewiesen hat, dass nahe gekoppelte Gene gleichzeitig mutieren können. Jedoch sind in mehreren Fällen so grosse Zahlen, und zwar bei Rückkreuzungen, erhalten, dass man nicht annehmen kann, dass hier nur partielle Koppelungen vorliegen, sondern wirklich multiple Allelomorphismus annehmen muss, da die Gene sich immer als Allelomorphe verhalten. In meinem jetzt erwähnten Material waren die Zahlen aber gar zu klein um einen sicheren Schluss in dieser Beziehung zu erlauben. Es wurden zusammen nur 1007 Nachkommen von Pflanzen vom Typus III erhalten, und dies würde kaum genügen um eine Koppelung vom Typus 1 *KL* : 15 *Kl* : 15 *kL* : 1 *kl* nachzuweisen. Es würde dann nur eine nichtgefleckte Pflanze unter 1024 auftreten, und das Fehlen dieser unter 1007 Individuen beweist nicht, dass eine Koppelung von etwa diesem Typus nicht stattfand. Ich habe aber auch eine Kreuzung einer Pflanze vom Typus III mit einer ungefleckten *Whitneyi*-Pflanze ausgeführt. Es wurden sowohl 1918 als 1920 mehrere solche Bastarde erzogen, und zwar 1918 14 vom Typus I, 2 vom Typus II, 1920 30 vom Typus I, 18 vom Typus II. *Es trat also keine einzige Pflanze vom Typus III oder ohne*



beide Flecke auf. Die Zahlen weichen zwar von den nach dem Verhältnis 1 : 1 zu erwartenden stark ab, die Abweichung kann aber nur zufällig sein. Die Hauptsache ist aber, dass unter 64 Pflanzen keine vom Typus III oder ungefleckte vorkam. Bei dem Gametenverhältnis  $1 KL : 63 Kl : 63 kL : 1 kl$  würde man eine Pflanze von irgendeiner dieser Typen erwarten, da keine vorkam, ist es sehr wahrscheinlich, dass die Koppelung wenigstens von dieser Stärke sein muss. Dies wird noch wahrscheinlicher, wenn man auch das Resultat bei Selbstbestäubung berücksichtigt. Es sind aber Fälle von noch höherer partieller Koppelung bekannt, so unter Pflanzen bei *Lathyrus*, wo das Gametenverhältnis 1 : 127 : 127 : 1 vorkommt (PUNNETT 1913).

Mein Material ist also noch zu klein um feste Schlüsse darüber zu erlauben, ob multiple Allelomorphismus oder nur eine hohe partielle Koppelung vorliegt. Da die Möglichkeit besteht, dass bei grösseren Zahlen »crossing-over« vorkommen kann, und auch das Resultat der Selbstbestäubung von 1917—28—10 dafür spricht, dass hier keine multiple Allelomorphismus vorhanden ist, so finde ich es vorläufig richtiger, die beiden betreffenden Gene mit *K* und *L* zu bezeichnen, während bei multipler Allelomorphismus *K* und *K*<sub>1</sub> besser wäre. Die Pflanzen vom Typus I sind also *KKll*, selten *Kkll*, die vom Typus II *kkLL*, selten *kkLl*, und die vom Typus III meistens *KkLl*, seltener *KKLl* oder *KkLL*. Die Pflanze 1917—28—10 würde dann *KKLl* sein können. Durch weitere Versuche hoffe ich feststellen zu können, ob dies die richtige Deutung der Tatsachen ist.

In der Nachkommenschaft von IX—27 trat eine Pflanze auf, die sowohl Blüten vom Typus III als auch solche vom Typus II besass. Meistens trugen ganze Zweige nur den einen Typus, wie die Fig. 21 schematisch zeigt, nur an einem Zweig sass ganz unten eine Blüte vom Typus III, während die übrigen Blüten dieses Zweigs alle den Typus II hatten. Auch waren alle Zweige mit dem einen Blütentypus nach der einen Seite, die mit dem anderen nach der anderen Seite gerichtet. Die Verteilung der Blütentypen war also derart, wie sie bei einer sektorialen Chimäre vorkommt. Leider gelang es mir nicht reife Samen von den beiden Blütentypen zu bekommen, da die Pflanze vor der Untersuchung herausgerissen war. Ein Versuch durch Kultur der Zweige in Wasserlösungen Samen von geselbsteten Blüten zu erhalten gelang auch nicht. Ich halte es jedoch für sehr wahrscheinlich, dass die Blüten wirklich verschiedene Genotypen besaßen und nicht nur Modifikationen waren, da ich ähnliche Modifikationen nie gefunden habe.

Die Entstehung solcher Chimären kann in zweierlei Weise erklärt werden. Entweder kam eine vegetative Spaltung oder eine Mutation vor. Die hier erwähnte Chimäre hätte vielleicht die Konstitution  $KkLL$  haben können, da aber solche Pflanzen in dem betreffenden Material nicht oder nur sehr selten vorkommen konnten, ist dies sehr unwahrscheinlich. Höchst wahrscheinlich war sie  $KkLl$ . Bei einer vegetativen Spaltung würde man dann erwarten, dass der eine Teil  $Kl$ , der andere  $kL$  sein würde, und also die Blütentypen I und II auftreten würden. Dies stimmt aber nicht mit den Tatsachen, da die vorkommenden Blütentypen II und III waren.

Eine Mutation würde in der Weise entstehen können, dass in einer Zelle von der Konstitution  $KkLl$   $K$  in  $k$  verwandelt wird. Dann würden die aus dieser Zelle entstehenden neuen Zellen  $kkLl$ , alle übrigen dagegen  $KkLl$  werden. Die beiden Blütentypen II und III würden in dieser Weise erhalten werden, was auch tatsächlich der Fall war. Vorläufig betrachte ich deswegen eine Mutation als die wahrscheinlichste Erklärung der Entstehung dieser Chimäre. Wie in den meisten anderen Fällen würde auch diese Mutation eine Veränderung eines dominanten in ein rezessives Stadium bedeuten.

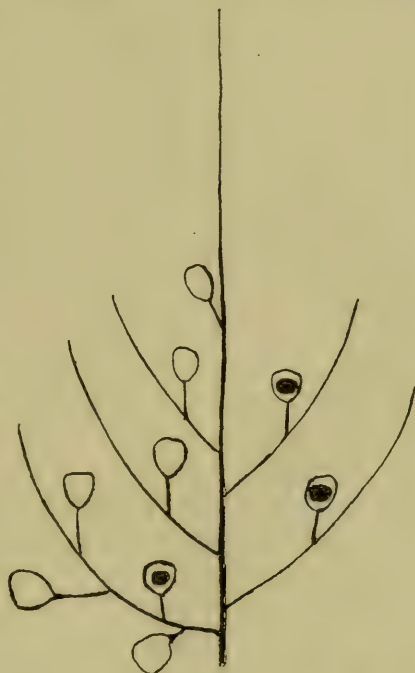


Fig. 21. Chimäre in  $F_2$  nach IX—27, schematisch.

#### GEFÜLLTE BLÜTEN.

Im Jahre 1917 wurde eine *amoena*-Pflanze mit ziemlich stark gefüllten Blüten, 1917—16—4, mit einer anderen, 1917—15—10, die anscheinend einfachblütig war, gekreuzt. Es war dies die schon erwähnte Farbenkreuzung IX. Auch wurden beide Pflanzen selbstbestäubt und dabei mehrere Nachkommen erhalten. Die Nachkommenschaft der gefüllten Pflanze bestand aus Individuen, die alle

34 mehr oder weniger stark gefüllt waren. Zwei dieser Pflanzen wurden wieder selbstbestäubt und das Resultat var: nach 1917—16—4—13 213 stärker gefüllt, 21 schwach gefüllt, 1 einfach; nach 1917—16—4—22 272 stärker gefüllt, 3 schwach gefüllt. Wahrscheinlich waren alle diese Pflanzen genotypisch gleich und stark gefüllt und die abweichenden Individuen nur Modifikationen, da die Untersuchung nicht besonders eingehend war. Die Nachkommen der anscheinend einfachblütigen *P*-Pflanze 1917—15—10 waren entweder einfach (21) oder schwach gefüllt (11). Man würde hier an eine Spaltung in einfache und schwach gefüllte glauben können, wahrscheinlicher ist aber, dass eine genotypisch schwach gefüllte Rasse vorliegt und dass die Unterschiede auch hier nur modifikativer Natur sind. Es wurde nämlich jede Pflanze nur einmal notiert und dann nur die gerade offenen Blüten untersucht.

In  $F_1$  waren 1918 alle 11 Pflanzen mehr oder weniger gefüllt, einige aber ziemlich schwach, obgleich eine scharfe Grenze zwischen stark und schwach gefüllten nicht gezogen werden konnte. 1920 wurden neue  $F_1$ -Pflanzen erzogen, die auch alle gefüllt waren und bei denen die Zahl der Kronenblätter von bis zehn Blüten jeder Pflanze festgestellt wurde. Die Tabelle 52 zeigt, dass die Füllung bei fast allen stark war.

In  $F_2$  trat eine Spaltung ein, die sicher genotypischer Natur war. Es traten sowohl einfache, schwach gefüllte als auch stark gefüllte Individuen auf. Hier wurde keine Zählung der Kronenblätter ausgeführt, sondern jede Pflanze wurde nach den bei der einmaligen Untersuchung offenen Blüten beurteilt. In dieser Weise war es natürlich bei der grossen Verschiedenheit nicht möglich eine ganz sichere Klassifizierung auszuführen, da keine scharfe Grenzen ge-

TABELLE 51. Kreuzung IX.  $F_2$ .

	Gefundene Zahlen			Korrigierte Zahlen		Theoretische Zahlen		Abweichung	Mittlerer Fehler
	einfach	schwach gefüllt	stark gefüllt	schwach gefüllt	stark gefüllt	schwach gefüllt	stark gefüllt		
IX—1 .....	33	55	70	46,75	111,25	39,50	118,50	7,25	$\pm 5,443$
IX—9 .....	23	35	81	31,75	107,25	34,75	104,25	3,00	$\pm 5,105$
IX—27 .....	7	21	26	12,25	41,75	13,50	40,50	1,25	$\pm 3,182$
Summe	63	111	177	90,75	260,25	87,75	263,25	3,00	$\pm 8,113$



zogen werden konnten. Das Resultat ist in der Tabelle 51 dargestellt. Die Pflanzen wurden in drei Klassen eingeteilt, von denen die stark gefüllte die grösste und etwa dreimal so gross wie die Klasse mit einfachen Blüten war. Ein Verhältnis 1 : 2 : 1 mit den Heterozygoten in der schwach gefüllten Klasse liegt nicht vor, wenigstens nicht so, wie die Klassen hier abgegrenzt wurden, denn dann hätte die schwach gefüllte Klasse die grösste sein müssen. Da dies nicht der Fall ist, ist eine andere Erklärung notwendig. Die richtige scheint mir die zu sein, dass die meisten Heterozygoten in die stark gefüllte Klasse gekommen sind und dass die schwach gefüllten Pflanzen genotypisch den beiden anderen Klassen gehören. Eine Spaltung 3 : 1 liegt also in der Hauptsache vor, wie dies schon in den Zahlen der stark gefüllten und der einfachen zum Ausdruck kommt. Wenn die schwach gefüllten nach dem Verhältnis 3 : 1 auf die übrigen Klassen verteilt werden, bekommt man die in der Tabelle aufgenommenen »korrigierten Zahlen«. Es wird dann richtiger die beiden Klassen als schwach gefüllt und stark gefüllt zu bezeichnen, und von diesen beiden Klassen werden die korrigierten und die theoretischen Zahlen angegeben. Die Übereinstimmung zwischen diesen ist sehr gut, und ich halte es deswegen für sicher, dass hier zwei grosse genotypische Hauptklassen in bezug auf die Füllung vorhanden waren. Ich nenne das Genenpaar, das diese Spaltung verursacht, *U* und *u*, wo *U* starke, *u* schwache Füllung bewirkt.

Einige  $F_2$ -Pflanzen wurden selbstbestäubt und im folgenden Jahre wurden 6  $F_3$ -Generationen erzogen. Bei diesen wurde die Zahl der Kronenblätter von bis zehn Blüten mehrerer Pflanzen festgestellt, und die erhaltenen Zahlen sind in den Tabellen 55—60 mitgeteilt. Das Resultat ist mit den Ergebnissen der  $F_2$ -Generation in guter Übereinstimmung. Die Nachkommen der einfachen oder fast einfachen  $F_2$ -Pflanzen IX—1—4 und IX—1—11 hatten meistens ausschliesslich oder fast ausschliesslich einfache Blüten, die der schwach gefüllten  $F_2$ -Pflanzen IX—1—3 und IX—1—14 meistens schwach gefüllte, aber auch viele einfache, und die der stark gefüllten IX—1—2 und schwach gefüllten IX—1—13 fast alle nur stark gefüllte Blüten. Wahrscheinlich waren die beiden ersten  $F_2$ -Pflanzen homozygotisch schwach gefüllt (*uu*), die beiden nächsten Heterozygoten (*Uu*) und die beiden letzten homozygotisch stark gefüllt (*UU*).

Die Unterschiede unter den Nachkommen der als homozygotisch schwach oder stark gefüllt bezeichneten Pflanzen sind aber sicher nicht nur phaenotypisch, denn die Stärke der Füllung ist nicht von der

Blütenzeichnung unabhängig. Dies ist schon in  $F_1$  (Tabelle 52) und  $F_2$  (Tabellen 53—54) zu beobachten. In  $F_1$  hatten die Pflanzen vom Typus II das Mittel 12,97, die vom Typus III dagegen nur 8,88. In  $F_2$  war immer ein grösserer Teil der Pflanzen vom Typus II als derjenigen vom Typus I stark gefüllt. Noch deutlicher ist das Resultat in  $F_3$  (Tabellen 55—60). In der Nachkommenschaft der drei Pflanzen vom Typus III traten alle drei Blütentypen auf, und *in jeder Nachkommenschaft ist das Mittel der Kronenblattzahl am niedrigsten bei den Pflanzen vom Typus I, höher bei den Pflanzen vom Typus III und am höchsten bei den Pflanzen vom Typus II*. Der Unterschied ist in jedem Falle so gross, dass er ganz sicher ist. Man kann also mit Sicherheit schliessen, dass eins der Gene  $K$  und  $L$  eine Einwirkung auf die Stärke der Füllung hat oder mit einem Gen mit solcher Wirkung gekoppelt ist. Ob  $K$  eine schwächende oder  $L$  eine verstärkende Wirkung hat, bezw. mit einem entsprechenden Gen gekoppelt ist, oder beides der Fall ist, kann jetzt nicht entschieden werden. Dies würde aber möglich sein, wenn man Pflanzen vom Typus  $KKLL$  bekommen könnte, die dann entweder gleich  $KKll$  oder  $kkLL$ -Pflanzen oder ungleich beiden diesen Typen sein würden. Ob dies überhaupt möglich ist, ist aber zweifelhaft, da ja die Möglichkeit besteht, dass  $K$  und  $L$  Allelomorphe sind (vergl. den vorigen Abschnitt Blütenfarbe).

Wenn aber hier noch ein Genenpaar auf die Stärke der Füllung einwirkt, wie können dann die Zahlen in  $F_2$  das Verhältnis 3 : 1 zeigen? Dies wird dadurch möglich, dass die Einwirkung des Gens  $L$  (wenn hier dieser Ausdruck verwendet werden darf) in der Klasse der schwach gefüllten schwächer ist als in der Klasse der stark gefüllten. Der Unterschied zwischen den Mitteln der Pflanzen vom Typus I (4,06) und denjenigen vom Typus II (5,36) ist in der Nachkommenschaft der einfachen Pflanze IX—1—4 nur 1,30, in derjenigen der schwach gefüllten IX—1—3 3,56 (8,49—4,93), in derjenigen der stark gefüllten IX—1—2 dagegen 5,78 (13,42—7,64). Die Pflanzen, die  $uu$  sind, werden also zum allergrössten Teil als einfach oder schwach gefüllt bezeichnet werden, auch wenn sie  $kkLL$  sind. Die Pflanzen mit  $UU$  sind ja schon stark gefüllt, wenn sie  $KKll$  sind, und werden also als solche fast immer bezeichnet werden, obgleich auch hier einfache oder ganz schwach gefüllte Modifikationen vorkommen können wie z. B. in den Nachkommenschaften von 1917—16—4—13 und 1917—16—4—22. Dass diese und überhaupt ähnliche Verschiedenheiten nicht das Resultat einer Spaltung sondern höchst wahr-

TABELLE 52. Kreuzung IX.  $F_1$  1920.

Blütenzeichnung	Gezählt	Zahl der Kronenblätter der einzelnen Blüten	Mittel der Pflanze
Typus II	$15/9$ 1920	8, 8, 10, 10, 11, 11, 12, 13, 13, 13,	10,9
»	»	10, 11, 11, 11, 11, 12, 12, 13, 15, 15,	12,1
»	»	10, 10, 10, 12, 13, 13, 13, 14, 14, 17,	12,6
»	»	11, 12, 12, 13, 13, 13, 14, 14, 14, 15,	13,1
»	»	10, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 17, 17, 18,	13,7
»	»	12, 12, 12, 13, 14, 14, 14, 15, 15, 17,	13,8
»	»	12, 13, 15, 15, 18,	14,6
Mittel	—	— — —	12,97
Typus III	$15/9$ 1920	4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 7, 8, 9,	5,3
»	»	5, 6, 7, 7, 7, 7, 7, 8, 9, 10,	7,3
»	»	5, 6, 7, 8, 8, 8, 8, 10, 10,	7,8
»	»	8, 8, 9, 10, 10, 10, 11,	9,4
»	»	8, 10, 10, 11, 11, 11, 11, 11, 13, 17,	11,3
»	»	9, 11, 12, 12, 12, 13, 13, 13, 13, 14,	12,2
Mittel	—	— — —	8,88

TABELLE 53. Kreuzung IX.  $F_2$  nach IX—1, schwach gefüllt, Typus III.

	Typus I	Typus II	Typus III	Summe
einfach .....	7	23	3	33
schwach gefüllt .....	10	27	18	55
stark gefüllt .....	7	36	27	70
Summe	24	86	48	158

TABELLE 54. Kreuzung IX.  $F_2$  nach IX—27, schwach gefüllt, Typus III.

	Typus I	Typus II	Typus III	Summe
einfach .....	2	4	1	7
schwach gefüllt .....	9	10	2	21
stark gefüllt .....	3	15	8	26
Summe	14	29	11	54



TABELLE 55. Kreuzung IX.  $F_3$ . Nachkommen von IX—1—2, stark gefüllt, Typus III.

Blütenzeichnung	Gezählt	Zahl der Kronenblätter der einzelnen Blüten	Mittel der Pflanze
Typus II	$16/8$ 1920	5, 5, 6, 6, 8, 8, 8, 8, 9, 10,	7,3
»	»	10, 10, 11, 12, 12, 13,	11,3
»	»	9, 10, 10, 10, 10, 12, 12, 13, 13, 14,	11,3
»	»	10, 11, 13, 13, 15, 15,	12,8
»	»	11, 11, 11, 12, 12, 14, 14, 14, 15, 17,	13,1
»	»	9, 10, 10, 13, 13, 14, 14, 15, 16, 18,	13,2
»	»	12, 12, 14, 15, 16, 16, 16, 16, 17,	15,0
»	»	14, 15, 17, 17, 17, 17, 19, 20, 20, 21,	17,7
»	»	14, 16, 17, 17, 17, 20, 20, 21, 22, 27,	19,1
Mittel	—	— —	13,42
Typus III	$16/8$ 1920	4, 4, 4, 4, 5, 5, 5, 6,	4,6
»	»	4, 5, 5, 6, 6, 6, 6, 7, 7, 8,	6,0
»	»	6, 7,	6,5
»	»	5, 5, 5, 6, 6, 6, 7, 7, 9, 10,	6,6
»	»	4, 4, 6, 6, 7, 7, 7, 8, 8, 11,	6,8
»	»	5, 5, 7, 7, 8, 8, 9,	7,0
»	»	4, 5, 6, 8, 11, 11,	7,5
»	»	6, 6, 6, 7, 7, 8, 9, 9, 10, 10,	7,8
»	»	6, 6, 7, 7, 8, 9, 9, 9, 10, 10,	8,1
»	»	7, 9, 11,	9,0
»	»	7, 7, 7, 8, 9, 10, 11, 11, 11, 13,	9,4
»	»	7, 7, 8, 8, 9, 10, 11, 11, 12, 12,	9,5
»	»	8, 10, 10, 11,	9,8
»	»	7, 9, 10, 10, 11, 11, 11, 11, 11,	10,1
»	»	7, 7, 10, 10, 11, 11, 12, 12, 12, 13,	10,5
»	»	9, 9, 10, 11, 11, 11, 11, 11, 12,	10,6
»	»	8, 9, 9, 10, 10, 10, 11, 12, 14, 15,	10,8
»	»	9, 9, 11, 11, 11, 12, 14,	11,0
»	»	6, 9, 10, 11, 12, 13, 13, 15,	11,1
»	»	8, 9, 11, 11, 11, 12, 12, 14, 14,	11,3
»	»	8, 9, 10, 10, 11, 12, 12, 12, 13, 17,	11,4
»	»	11, 11, 12, 12, 12,	11,6
»	»	10, 10, 10, 11, 12, 12, 12, 13, 13, 15,	11,8
»	»	9, 11, 11, 12, 12, 12, 13, 13, 15,	12,0
»	»	13, 13, 14, 15, 15, 15, 16, 16, 17, 18,	15,2
»	»	12, 13, 13, 15, 17, 19, 21,	15,7
»	»	13, 13, 14, 15, 16, 17, 17, 17, 19, 19,	16,0
»	»	11, 12, 16, 16, 16, 17, 17, 19, 19, 19,	16,2
Mittel	—	— —	10,11

Blütenzeichnung	Gezählt	Zahl der Kronenblätter der einzelnen Blüten	Mittel der Pflanze
Typus I	$16/8$ 1920	4, 4,	4,0
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 5, 6, 8,	4,8
»	»	4, 4, 4, 5, 5, 5, 5, 5, 6, 6,	4,9
»	»	4, 4, 4, 4, 5, 5, 6, 6, 6,	4,9
»	»	4, 4, 5, 5, 5, 6, 8,	5,3
»	»	4, 4, 5, 5, 5, 6, 7, 7, 9,	5,9
»	»	4, 4, 5, 5, 6, 6, 6, 8, 9,	6,1
»	»	6, 7, 7, 8, 9, 9, 9, 9, 11, 11,	8,6
»	»	5, 6, 8, 9, 10, 10, 10, 12, 12, 12,	9,4
»	»	4, 5, 8, 9, 9, 9, 11, 12, 13, 15,	9,5
»	»	5, 6, 8, 10, 10, 11, 11, 12, 12, 13,	9,8
»	»	4, 8, 9, 10, 11, 11, 11, 14, 14, 15,	10,7
»	»	6, 9, 10, 10, 12, 12, 12, 12, 15,	10,9
»	»	6, 7, 9, 11, 12, 14, 15, 15, 16, 16,	12,1
Mittel	—	— —	7,64

TABELLE 56. Kreuzung IX.  $F_3$ . Nachkommen von IX—1—3, schwach gefüllt, Typus III.

Blütenzeichnung	Gezählt	Zahl der Kronenblätter der einzelnen Blüten	Mittel der Pflanze
Typus II	$16/8$ 1920	4, 4, 4, 4, 5, 5, 5, 5, 7, 7,	5,0
»	»	4, 5, 5, 6, 6, 6, 6, 7, 7, 7,	5,9
»	»	5, 5, 6, 6, 7, 7, 7, 9, 9, 9,	7,0
»	»	5, 5, 6, 6, 6, 8, 8, 8, 9, 10,	7,1
»	»	5, 5, 6, 6, 7, 7, 8, 8, 10, 10,	7,2
»	»	4, 5, 5, 6, 7, 8, 9, 9, 10, 10,	7,3
»	»	6, 7, 7, 7, 10,	7,4
»	»	9, 10, 11, 11, 12, 12, 13, 13, 14, 14,	11,9
»	»	10, 11, 11, 11, 11, 12, 12, 13, 14, 16,	12,1
»	»	10, 11, 13, 13, 14, 14, 15, 15, 16, 19,	14,0
Mittel	—	— —	8,49
Typus III	$16/8$ 1920	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
»	»	4, 4, 4,	4,0
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 5,	4,2

Blütenzeichnung	Gezählt	Zahl der Kronenblätter der einzelnen Blüten	Mittel der Pflanze
Typus III	16/8 1920	4, 4, 4, 4, 5,	4,2
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 5,	4,2
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 5, 5,	4,3
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 5, 6,	4,4
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 5, 5, 6,	4,5
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 7, 7,	4,7
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 5, 9,	4,7
»	»	4, 4, 4, 4, 5, 5, 5, 5, 6, 6,	4,8
»	»	4, 4, 4, 5, 5, 5, 5, 5, 5, 7,	4,9
»	»	4, 4, 4, 5, 5, 5, 5, 5, 6, 8,	5,1
»	»	4, 4, 5, 5, 5, 5, 6, 6, 6, 6,	5,2
»	»	4, 4, 5, 6, 7, 8,	5,7
»	»	4, 4, 5, 5, 5, 6, 7, 7, 7, 7,	5,7
»	»	4, 5, 6, 7, 7, 7, 8,	6,3
»	»	6, 6, 6, 7, 9, 9,	7,2
»	»	5, 7, 7, 8, 9,	7,2
»	»	5, 5, 6, 6, 7, 7, 7, 8, 11, 12,	7,4
»	»	7, 8, 8, 8, 8, 8, 9, 9, 10, 11,	8,6
»	»	7, 7, 7, 8, 8, 9, 10, 10, 10,	8,6
»	»	10, 11,	10,5
Mittel	—	— —	5,42
Typus I	16/8 1920	4, 4, 4,	4,0
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5,	4,1
»	»	4, 4, 4, 5,	4,3
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 6,	4,3
»	»	4, 5,	4,5
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 5, 5, 5, 7, 9,	5,1
»	»	4, 4, 5, 5, 5, 5, 6, 6, 7,	5,3
»	»	4, 4, 5, 5, 5, 5, 6, 8, 8,	5,5
»	»	4, 4, 5, 6, 6, 7, 7, 7, 8,	6,1
»	»	4, 5, 6, 6, 7, 8, 11,	6,7
»	»	4, 6, 6, 7, 8, 9, 9, 9, 10, 11, 11,	8,1
Mittel	—	— —	4,93







TABELLE 59. Kreuzung IX. F<sub>3</sub>. Nachkommen von IX—1—14, schwach gefüllt, Typus I.

Blütenzeichnung	Gezählt	Zahl der Kronenblätter der einzelnen Blüten	Mittel der Pflanze
Typus I	<sup>10</sup> / <sub>8</sub> 1920	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5,	4,1
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5,	4,1
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5,	4,2
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5,	4,2
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 7,	4,4
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 5, 6,	4,4
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 5, 5, 6,	4,5
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 5, 5, 5, 6, 7,	4,8
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 6, 6, 7,	4,8
»	»	4, 4, 4, 4, 5, 5, 5, 6, 6, 8,	5,1
»	»	4, 4, 4, 4, 5, 5, 6, 6, 6, 7,	5,1
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 5, 5, 7, 7, 8,	5,2
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 7, 9, 9,	5,4
»	»	4, 5, 5, 5, 5, 5, 6, 8, 8,	5,7
»	»	4, 5, 5, 5, 5, 6, 6, 6, 6, 10,	5,8
»	»	4, 4, 4, 5, 5, 6, 6, 8, 8, 9,	5,9
»	»	4, 4, 4, 4, 6, 8, 8, 9,	5,9
»	»	4, 5, 5, 6, 6, 6, 6, 7, 7, 10,	6,2
»	»	4, 4, 5, 6, 6, 6, 7, 7, 7, 12,	6,4
»	»	4, 4, 5, 6, 6, 7, 7, 8, 9, 9,	6,5
»	»	4, 4, 5, 5, 5, 7, 8, 8, 10, 12,	6,8
»	»	6, 6, 7, 7, 8, 9, 9, 10, 12, 14,	8,8
»	»	5, 7, 7, 8, 9, 10, 10, 12, 13, 13,	9,4
»	»	7, 7, 8, 8, 8, 11, 13, 13, 13, 15,	10,3
Mittel	—	— —	5,35



TABELLE 60. Kreuzung IX.  $F_3$ . Nachkommen von IX—1—11,  
fast einfach, Typus I.

Blütenzeichnung	Gezählt	Zahl der Kronenblätter der einzelnen Blüten	Mittel der Pflanze
Typus I	16/8 1920	4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5,	4,1
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5,	4,1
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5,	4,1
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5,	4,1
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 5,	4,2
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 5,	4,2
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 5, 5,	4,3
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 5, 5,	4,3
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 5, 5,	4,3
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 5, 5,	4,3
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 6,	4,3
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 6,	4,3
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 6,	4,3
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 6,	4,3
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 5, 5, 5,	4,4
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 5, 5, 6,	4,5
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 7,	4,5
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 7,	4,5
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 5, 7,	4,5
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 5, 5, 6,	4,5
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 5, 5, 5, 7,	4,7
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 5, 5, 5, 7,	4,7
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 5, 5, 5, 7,	4,7
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 5, 5, 6, 6,	4,7
»	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 6, 6, 6,	4,7
»	»	4, 4, 5, 6,	4,8
Mittel	—	— —	4,34

scheinlich nur Modifikationen sind, wird dadurch bestätigt, dass bei ein und derselben Pflanze die Blüten sehr verschieden sein können und sowohl Blüten mit 4 als auch solche mit 15 Kronenblättern (Tabelle 55, unter Typus I) vorhanden sein können. Während also einige der *uu*-Pflanzen phaenotypisch stark gefüllt sein können, sind andererseits einige der *UU*- oder *Uu*-Pflanzen schwach gefüllt, und in dieser Weise wird das Verhältnis 3 : 1 beibehalten.

Die Richtigkeit dieser Auffassung, dass der Hauptunterschied in der Stärke der Füllung nur durch ein Genenpaar *U—u* bewirkt wird, wird dadurch noch wahrscheinlicher, dass man fast dasselbe Mittel der Pflanzen vom Typus I bei den Nachkommen der entsprechenden Pflanzen vom Typus I und vom Typus III erhält. So ist dies bei den einfachen Pflanzen IX—1—4 und IX—1—11 4,06 bzw. 4,34, nach den schwach gefüllten IX—1—3 und IX—1—14 4,93 bzw. 5,35, und nach den genotypisch stark gefüllten IX—1—2 und IX—1—13, 7,61 bzw. 7,19. Die Übereinstimmung dieser Mittel ist bei den kleinen Zahlen so gut, dass sie nicht zufällig sein kann, sondern man muss annehmen, dass derselbe Genotypus in den entsprechenden Fällen vorliegt.

*Es gibt also bei amoena zwei Haupttypen von gefüllten Pflanzen, die stark gefüllten, UU und Uu, und die schwach gefüllten, uu. Sehr wahrscheinlich sind die Uu-Pflanzen im Durchschnitt weniger gefüllt als die UU-Pflanzen, obgleich sie meistens stark gefüllt sind. Die Stärke der Füllung wird ausserdem durch die Gene der Blütenzeichnung in der Weise beeinflusst, dass die kkLL-Pflanzen am stärksten, die KkLl-Pflanzen danach und die KKll-Pflanzen am wenigsten gefüllt sind bei gleicher Konstitution in bezug auf U—u. Ob diese Einwirkung direkt ist oder durch gekoppelte Gene bewirkt wird, bleibt noch unentschieden. Die Wirkung ist stärker bei stark gefüllten (UU- und Uu-)Pflanzen und bei den schwach gefüllten (uu-Pflanzen) meistens nicht so stark, dass diese nicht als schwach gefüllt erkannt werden können.*

#### ZUSAMMENFASSUNG ÜBER DIE VARIETÄTENKREUZUNGEN.

Aus den mitgeteilten Tatsachen geht hervor, dass die beiden *Godetia*-Arten *Whitneyi* und *amoena* in allen genau untersuchten Charakteren sich wie die meisten anderen Pflanzen verhalten, also nach Kreuzungen in  $F_2$  regelmässige Mendel-Spaltungen zeigen. Sie sind also in dieser Hinsicht der verwandten Gattung *Oenothera* sehr verschieden. Eine mutationsähnliche Erscheinung ist nur bei der erwähnten Chimäre gefunden worden, auch diese bleibt aber noch

als Mutation zweifelhaft. Auch die zu derselben Familie gehörenden Gattung *Clarkia* scheint sich wie *Godetia* zu verhalten, da sie wenigstens in bezug auf die Blütenfarben regelmässige Spaltungen zeigt (RASMUSON 1920 b). *Diese beiden Gattungen sind also in dieser Hinsicht Oenothera prinzipiell verschieden.* Bei den anderen *Onagraceen*-Gattungen ist meines Wissens noch nichts über Varietätenkreuzungen mitgeteilt worden.

## II. ARTKREUZUNGEN.

Zwischen *Whitneyi* und *amoena* habe ich mehrere Kreuzungen ausgeführt und immer zahlreiche  $F_1$ -Bastarde erhalten. Auf eine systematische Beschreibung dieser Artbastarde gehe ich hier nicht ein, sondern erwähne im folgenden die einzelnen Charaktere nur, wenn ich ihr genetisches Verhalten behandle. Während die mit dem Pollen der anderen Art bestäubten Pflanzen sehr reichlich Samen bildeten, war dies bei den  $F_1$ -Bastarden nicht der Fall, da sie alle fast vollständig steril waren. Der Pollen war spärlich und immer sehr schlecht und in einer Kreuzung (I) wahrscheinlich völlig untauglich, da ich hier bei Selbstbestäubung gar keine Samen erhielt, während bei Bestäubung mit Pollen einer *Whitneyi*-Pflanze einige Samen gebildet wurden. Dass aber auch hier nur wenige Samen produziert wurden, zeigt, dass auch der grösste Teil der Samenanlagen untauglich war. Dies wird durch die Tatsache bestätigt, dass in einer Kapsel, wo nur ein einziger Samen gebildet wurde, dieser nicht im oberen Teil sondern in der Mitte der Frucht sass, was kaum der Fall sein würde, wenn der grösste Teil der Samenanlagen befruchtungsfähig wäre. Worin diese Untauglichkeit besteht, wird hoffentlich durch eine cytologische Untersuchung, wozu ich Material konserviert habe, klar werden.

### BLÜTENFARBE.

In bezug auf die Blütenfarbe habe ich sechs Artkreuzungen untersucht, und ich beschreibe sie hier jede für sich.

*Whitneyi*, weiss  $\times$  *amoena*, rosa, Typus II. Kreuzung XII, 1917—20—5.  $\times$  1917—15—1.

Beide *P*-Pflanzen gaben bei Selbstbestäubung nur Nachkommen ihres eigenen Typus. Aus den Resultaten der Varietätenkreuzungen wissen wir, dass die weisse *Whitneyi*-Pflanze das Gen *D* besass, das rosa Farbe in violette verwandelt. Auch ist es aus den *amoena*-Kreuzungen wenigstens wahrscheinlich, dass Vorhandensein des Basal-



flecks über seine Abwesenheit dominiert. Wir können also hieraus schliessen, dass die  $F_1$ -Bastarde alle violett mit Basalfleck werden mussten. Dies war auch tatsächlich der Fall mit allen 36  $F_1$ -Pflanzen (Tab. I, Fig. 23). In  $F_2$  würden wir eine Ausspaltung von sowohl rosa oder weisse Pflanzen als auch Pflanzen ohne Basalfleck erwarten. Diese Erwartungen wurden auch erfüllt. Von den 9  $F_2$ -Pflanzen waren 8 violett, 1 rosa und 0 weiss, und dies wird wohl dem theoretischen Verhältnis 9 : 3 : 4 entsprechen. Die Spaltung in bezug auf den Basalfleck ist aber trotz der kleinen Zahl deutlich nach dem Verhältnis 3 : 1 (siehe Tabelle 61), und eine bessere Übereinstimmung zwischen den gefundenen und den theoretischen Zahlen war hier sogar nicht möglich (gefunden 7 : 2, berechnet 6,75 : 2,25). Die Typen »mit Basalfleck« und »ohne Basalfleck« bilden also ein Merkmalspaar. Wie schon erwähnt, ist dies vielleicht der Fall auch mit den Typen »mit Basalfleck« und »mit Querfleck« (*amoena*-Typen II und I). Dann würde also ein Fall von multipler Allelomorphismus hier vorliegen. Wie früher (S. 247) eingehend besprochen wurde, ist es aber auch möglich, dass zwei Genenpaare vorhanden sind und dass eine starke Koppelung vorliegt, wodurch im vorliegenden Material eine nur scheinbare multiple Allelomorphismus zustande kommt.

*Whitneyi*, weiss  $\times$  *amoena*, rosa, Typus III. Kreuzung XVIII, 1917—20—5  $\times$  1917—16—4.

Die *Whitneyi*-Pflanze war hier dieselbe wie in der vorigen Kreuzung und besass also das Gen *D*. Auch hier waren deswegen die  $F_1$ -Pflanzen alle (64) violett. Das Verhalten in bezug auf die Fleckzeichnung ist schon (S. 247) besprochen worden. Es waren 44 Pflanzen mit dem Querfleck, 20 mit dem Basalfleck vorhanden. In  $F_2$  wurde nur eine einzige Pflanze erhalten und zwar nach einer  $F_1$ -Pflanze mit dem Basalfleck. Sie war violett und besass auch einen Basalfleck.

*Amoena*, violett, Typus III  $\times$  *Whitneyi*, weiss, rot gefleckt. Kreuzung XVIII, 1917—28—10  $\times$  1917—33—2.

Die Nachkommenschaft der *amoena*-Pflanze spaltete sowohl in bezug auf die Grundfarbe als in bezug auf die Zeichnung. Es waren 14 violette vom Typus III, 7 violette vom Typus I, 5 rosa vom Typus III und 1 rosa vom Typus I vorhanden, also anscheinend eine Spaltung im theoretischen Verhältnis 9 : 3 : 3 : 1. Hier würde man aber in bezug auf die Fleckzeichnung eher eine Spaltung im Verhältnis 1 vom Typus I : 2 vom Typus III : 1 vom Typus II erwartet haben. Es waren aber keine Pflanzen vom Typus II vorhanden. Ob dies an der kleinen

Zahl liegt oder wirklich darauf beruht, dass die Pflanze in bezug auf das Gen für den Quersfleck (*K*) homozygotisch war, ist jetzt nicht zu entscheiden, auch nicht aus der  $F_1$ -Generation dieser Kreuzung, da auch die *Whitneyi*-Pflanze hier einen roten Fleck in der Mitte des Kronenblattes homozygotisch besass, und es deswegen nicht möglich war zu entscheiden, ob den  $F_1$ -Individuen mit Basalfleck der Quersfleck fehlte. Theoretisch ist, wie schon (S. 247) eingehend erwähnt wurde, diese Frage von grosser Bedeutung, da bei gleichzeitiger Homozygotie in bezug auf den Quersfleck und Heterozygotie in bezug auf den Basalfleck hier multiple Allelomorphismus in bezug auf die Fleckzeichnung ausgeschlossen sein muss.

Die *Whitneyi*-Pflanze hatte nur weisse, rot gefleckte Nachkommen.

Die  $F_1$ -Generation spaltete, wie zu erwarten war, sowohl in der Farbe als auch in der Zeichnung, obgleich alle  $F_1$ -Pflanzen einen grossen Fleck in der Mitte besassen. 4 waren violett mit Basalfleck, 12 violett ohne Basalfleck, 5 weiss mit Basalfleck und 7 weiss ohne Basalfleck. Da die *Whitneyi*-Kreuzungen gezeigt haben, dass Heterozygoten von weiss und rosa fast weiss sind, war dies Resultat zu erwarten, obgleich die Zahlen etwas vom theoretischen Verhältnis 1:1:1:1 abweichen, was aber durch die kleine Zahl erklärt werden kann.

Zwei  $F_2$ -Generationen von 4 bzw. 2 Individuen wurden erzogen. Alle  $F_2$ -Pflanzen besassen einen grossen Fleck, und bei der kleinen Zahl hätte man kaum anders erwarten können, wenn auch die *amoena*-Pflanze in bezug auf den Quersfleck heterozygotisch gewesen wäre. Die Nachkommen der violetten Basalfleck-freien  $F_1$ -Pflanze XVIII—4 waren beide dieser ähnlich. Von den Nachkommen der weissen  $F_1$ -Pflanze XVIII—1, die den Basalfleck besass, hatte eine Pflanze den Basalfleck, während die 3 übrigen ohne diesen waren, sie waren aber alle weiss. Eigentlich würde man hier erwartet haben, dass das umgekehrte Verhältnis (3 mit und 1 ohne Basalfleck) eintreten würde, bei der kleinen Zahl war aber eine gute Übereinstimmung mit dem theoretischen Verhältnis kaum zu erwarten. Diese Übereinstimmung wird jedoch sehr gut, wenn alle Fälle, wo bei diesen Artbastarden in  $F_2$  eine solche Spaltung zu erwarten war, zusammengezählt werden, wie in der Tabelle 61.

*Amoena*, rosa, *Typus III*  $\times$  *Whitneyi*, rot, *Seitenränder hell*. Kreuzung XIX, 1917—30—a  $\times$  1917—32—a; Kreuzung XXI, die reziproke Kreuzung.

TABELLE 61.

$F_1$ -Pflanze	$F_2$ mit Basalfleck	$F_2$ ohne Basalfleck
XII—1 .....	2	1
XII—3 .....	3	0
XII—32 .....	2	1
XIII—31 .....	1	0
XVIII—1 .....	1	3
XIX—1 .....	4	0
Summe gefunden .....	13	5
» berechnet nach 3:1	12,5	4,5

Die Nachkommenschaft der *amoena*-Pflanze spaltete wie gewöhnlich in Pflanzen vom Typus I (9), vom Typus III (34) und vom Typus II (29). Die Abweichung vom theoretischen Verhältnis 1 : 2 : 1 ist hier, wie früher (S. 146—147) erwähnt wurde, möglicherweise durch Selektion verursacht. Die Nachkommenschaft der *Whitneyi*-Pflanze spaltete auch, und zwar in 23 vom Typus rot, Seitenränder hell und 8 rote, also im Verhältnis 3 : 1. Diese *P*-Pflanze war also *EEFf*. In  $F_1$  war deswegen eine Spaltung sowohl in bezug auf die Farbe als in bezug auf die Fleckzeichnung zu erwarten. Da der Querspleck durch die rote Farbe verdeckt wurde, konnte aber die Spaltung in bezug auf diesen nicht festgestellt werden. Das Resultat in  $F_1$  war:

rot, Seitenränder hell, mit Basalfleck	18 (Kr. XIX) + 9 (Kr. XXI) = 27
» » » ohne »	28 » + 8 » = 36
rot, mit Basalfleck	10 » + 8 » = 18
» ohne »	10 » + 14 » = 24

Man würde hier eine Spaltung im Verhältnis 1 : 1 : 1 : 1 erwarten, die gefundenen Zahlen weichen auch nicht mehr von den nach diesem Verhältnis berechneten ( $26,25 \pm 4,137$  von jedem Typus) ab, als dass die Abweichungen nur rein zufällig zu sein brauchen.

In  $F_2$  trat eine deutliche Spaltung ein. Das Resultat in der Kreuzung XIX war folgendes.

XIX—1 vom Typus rot, Seitenränder hell, mit Basalfleck hatte 4 Nachkommen, von denen 2 rot, Seitenränder hell und 2 rosa waren, während alle 4 den Basalfleck besaßen.

XIX—2 vom Typus rot, Seitenränder hell, ohne Basalfleck hatte



4 Nachkommen, von denen 1 rot, Seitenränder hell, 2 rot und 1 rosa, rot gefleckt waren, während bei allen der Basalfleck fehlte.

XIX—20 vom Typus rot, ohne Basalfleck hatte 6 Nachkommen, von denen 2 rot und 4 rosa, rot gefleckt waren, während bei allen der Basalfleck fehlte.

Die Spaltungen stimmen hier in der Hauptsache mit der Erwartung überein.  $F_2$ -Pflanzen nach  $F_1$ -Pflanzen ohne Basalfleck waren alle ohne einen solchen, besaßen aber, wenn sie nicht rot oder rot, Seitenränder hell waren, immer einen roten Fleck in der Mitte des Kronenblattes, der wenigstens in einigen und wahrscheinlich in allen Fällen mit dem Quersfleck sicher identisch war. Dies zeigt, dass auch hier, wie zu erwarten war, die  $F_1$ -Pflanzen entweder das Gen für den Quersfleck oder das Gen für den Basalfleck, nicht aber beide gleichzeitig, besaßen. Dass in  $F_2$  keine Pflanzen, die nicht-rot und ohne beide Flecke waren, ausgespaltet wurden, liegt wahrscheinlich an der kleinen Zahl der Individuen. Auch stimmt mit der Erwartung, dass die rote  $F_1$ -Pflanze keine Nachkommen vom Typus rot, Seitenränder hell besaß, während eine der  $F_1$ -Pflanzen dieses Typus auch eine rote  $F_2$ -Pflanze hatte. Nur die Zahlen der verschiedenen Typen stimmen nicht gut mit den berechneten überein, was aber vermutlich nur ein Zufall ist, da die Zahlen ja alle sehr klein sind.

Von der Kreuzung XXI habe ich auch eine  $F_2$ -Generation erhalten (nach XXI—13 rot, ohne Basalfleck), die grösste von allen bei den Artkreuzungen. Sie bestand aus 26 Individuen, von denen 22 blühten. Es waren sowohl ganz rote Individuen als auch solche mit einem grossen Fleck, der wenigstens in einigen Fällen mit dem Quersfleck identisch war, als auch eins, das weiss oder fast weiss war, vorhanden. Ausserdem kamen aber auch einige vor, die nur kleine rote Flecke trugen, und solche, die auf der Oberseite der Kronenblätter nur einen kleinen, auf der Unterseite dagegen einen grossen Fleck trugen oder eine ganz rote Unterseite besaßen. *Diese Erscheinung, dass die Kronenblätter auf der Unterseite stärker gefärbt als auf der Oberseite sein können, ist aber nicht eine Eigentümlichkeit für die Artkreuzung, denn sie kam auch bei einer noch nicht genau analysierten Kreuzung der Whitney-P-Pflanze 1917—32—a mit einer anderen Whitney-Form, also bei einer Varietätenkreuzung vor.* Sie wird wahrscheinlich auf ein besonderes Gen, das bei 1917—32—a vorhanden war, beruhen. Auch bei einer der  $F_2$ -Pflanzen der reziproken Kreuzung XIX (XIX—1—4) war das rote auf der Unterseite mehr verbreitet als auf der Oberseite. Die Klassifizierung bei der  $F_2$ -Generation nach XXI—13

wird aber durch diese Erscheinung erschwert. Die drei Typen, die man theoretisch erwarten würde, rot, nichtrot mit Querfleck und nichtrot ohne Querfleck waren aber sicher vorhanden.

*Whitneyi*, rot, Seitenränder hell  $\times$  *amoena*, rosa, Typus II. Kreuzung I, 1917—1—5  $\times$  1917—15—1.

Die Nachkommenschaft der *Whitneyi*-Pflanze spaltete in 20 rot, Seitenränder hell und 7 rot, und diese *P*-Pflanze war also *EEff*. Die Nachkommen der *amoena*-Pflanze waren alle dieser ähnlich. Nach Erwartung spaltete die  $F_1$ -Generation in rote, Seitenränder hell (6) und rote (14), während alle  $F_1$ -Pflanzen einen Basalfleck besaßen. Da der Pollen hier völlig untauglich erschien und Selbstbefruchtung keinen Erfolg hatte, bestäubte ich eine Pflanze vom Typus rot, Seitenränder hell (I—25) mit Pollen einer weissen *Whitneyi*-Pflanze 1917—20—5—1. Das Resultat war 5 rot ohne Basalfleck und 2 violett mit Basalfleck. Die zu erwartenden Spaltungen sowohl in der Farbe als in der Zeichnung traten also ein, obgleich sie vielleicht nicht ganz unabhängig von einander waren, da alle rote ohne Basalfleck, alle nichtrote dagegen mit einem solchen waren. Es könnte also hier eine Koppelung vorhanden sein, obgleich die Zahlen gar zu klein sind um einige sichere Schlüsse hierüber zu erlauben. Unter den hier als rot bezeichneten Pflanzen waren wahrscheinlich einige vorhanden, die genotypisch rot, Seitenränder hell waren, obgleich die Typen hier schwer zu unterscheiden waren. Die rote Farbe war nämlich bei allen Pflanzen besonders an den Rändern geschwächt, und zuweilen war die Pflanze phaenotypisch fast gefleckt. *Dies ist dieselbe Erscheinung, die uns früher bei den  $F_2$ -Pflanzen der Whitneyi-Kreuzung X begegnet ist. Von Bedeutung ist dann, dass die eine P-Pflanze der Kreuzung I auch die eine P-Pflanze der Kreuzung X war, und dass die weisse Whitneyi-Pflanze 1917—20—5—1, mit deren Pollen die  $F_1$ -Pflanze I—25 bestäubt wurde, eine Tochterpflanze der anderen P-Pflanze der Kreuzung X, 1917—20—5, war.* Dies zeigt, dass diese besondere Form von  $F_1$ -Pflanzen genotypisch bedingt ist.

#### GEFÜLLTE BLÜTEN.

Aus den Resultaten der Kreuzung X geht hervor, dass bei *Whitneyi* der einfache Blütentypus über den gefüllten dominiert. Es war deshalb zu erwarten, dass bei der Kreuzung einfacher *Whitneyi*- und gefüllter *amoena*-Formen die  $F_1$ -Pflanzen einfach oder fast einfach, in  $F_2$  aber wieder gefüllte Individuen ausgespaltet werden würden.

TABELLEN 62—63. Kreuzung XII.  
*Whitneyi*, 1917—20—5  $\times$  *amoena*, 1917—15—1.

TABELLE 62. Kreuzung XII.  $F_1$ .

Bezeichnung der Pflanze	Farbe der Pflanze	Gezählt	Zahl der Kronenblätter der einzelnen Blüten	Mittel der Pflanze
XII—a	rosaviolett, Basalfleck	17/9 1920	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—b	» »	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—c	» »	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—d	» »	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—e	» »	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,1
—f	» »	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5,	4,1
—g	» »	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 5,	4,2
—h	» »	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 5,	4,2
—i	» »	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5, 6,	4,3
—j	» »	»	4, 4, 4, 4, 5, 5, 5, 5, 6, 6,	4,8
Mittel	— —	—	— —	4,17

TABELLE 63. Kreuzung XII.  $F_2$ .

Bezeichnung der Pflanze	Farbe der Pflanze	Gezählt	Zahl der Kronenblätter der einzelnen Blüten	Mittel der Pflanze
XII—1—1	violett, Basalfleck	1920	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—3	violett	»	4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—2	violett, Basalfleck	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5,	4,1
Mittel	— —	—	— —	4,03
XII—3—3	violett, Basalfleck	1920	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—2	» »	»	6, 7, 10,	7,7
—4	» »	»	6, 7, 7, 8, 9, 9, 12,	8,3
Mittel	— —	—	— —	6,07
XII—32—1	violett, Basalfleck	1920	4, 4, 4, 4, 5, 5,	4,3
—3	rosa, Basalfleck	»	4, 4, 4, 4, 4, 5, 5, 5,	4,4
Mittel	— —	—	— —	4,35



TABELLEN 64—65. Kreuzung XIII.  
*Whitneyi*, 1917—20—5  $\times$  *amoena*, 1917—16—4.

TABELLE 64. Kreuzung XIII.  $F_1$ .

Bezeichnung der Pflanze	Farbe der Pflanze	Gezählt	Zahl der Kronenblätter der einzelnen Blüten	Mittel der Pflanze
XIII—a	violett, Querfleck	15/9 1920	3, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	3,9
—b	» »	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—c	» »	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—d	» »	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
—e	» »	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5,	4,1
Mittel	— —	—	— —	4,00
—f	violett, Basalfleck	15/9 1920	3, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	3,9
—g	» »	»	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4,	4,0
Mittel	— —	—	— —	3,95

TABELLE 65. Kreuzung XIII.  $F_2$ .

Bezeichnung der Pflanze	Farbe der Pflanze	Gezählt	Zahl der Kronenblätter der einzelnen Blüten	Mittel der Pflanze
XIII—31—1	violett, Basalfleck	1920	5, 5, 5, 5, 5, 6, 7, 7, 8, 8, 9, 9, 10,	6,85

TABELLEN 66—67. Kreuzung I.  
*Whitneyi*, 1917—1—5  $\times$  *amoena*, 1917—15—1.

TABELLE 66. Kreuzung I.  $F_1$ .

Bezeichnung der Pflanze	Farbe der Pflanze	Gezählt	Zahl der Kronenblätter der einzelnen Blüten	Mittel der Pflanze
I—a	rot, Basalfleck	13/9 1920	4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 4, 5,	4,1
—b	rot, S. hell, Basalfleck	»	4, 4, 4, 4, 5, 5, 5, 5, 6, 6,	4,8
—c	» » » »	»	4, 5, 5, 5, 5, 5, 5, 5, 7, 9,	5,5
—d	rot, Basalfleck	»	3, 4, 4, 4, 4, 4, 7, 7, 9, 10,	5,6
—e	rot, S. hell, Basalfleck	»	5, 6, 6, 7,	6,0
—f	» » » »	»	4, 5, 6, 6, 6, 6, 6, 7, 8, 9,	6,3
—g	rot, Basalfleck	»	4, 5, 5, 6, 7, 8, 8, 9, 10, 10,	7,2
—h	» »	»	5, 5, 6, 7, 7, 7, 8, 8, 9, 10,	7,2
—i	» »	»	5, 6, 8, 9, 10,	7,6
Mittel	— —	—	— —	6,03



vielleicht wird sie einer schwach gefüllten Rasse, die auch scheinbar einfache Pflanzen enthält, gehört haben, da in ihrer Nachkommenschaft 1918 keine Pflanzen mit gefüllten Blüten notiert wurden. Da bei *amoena* die stark gefüllte Rasse über die schwach gefüllte mehr oder weniger dominiert, würde es dann nicht merkwürdig sein, dass die  $F_1$ -Pflanzen der Kreuzung I ziemlich stark gefüllt wurden. Da diese  $F_1$ -Pflanzen ganz ohne tauglichen Pollen zu sein schienen, habe ich eine von ihnen mit einer weissen *Whitneyi*-Pflanze, 1917—20—5—1, rückgekreuzt. Das Resultat ist in der Tabelle 67 mitgeteilt. Wie aus dieser hervorgeht, waren die Pflanzen alle ganz oder fast einfach, und also dominierte annähernd, wie zu erwarten war, auch hier der einfache Typus. Die etwas mehr gefüllten, XXVI—7 und XXVI—1, werden wohl Modifikationen sein. Es ist aber auch möglich, dass die Dominanz weniger vollständig ist, wenn die zur Kreuzung benutzte gefüllte Rasse stark gefüllt, als wenn sie schwach gefüllt ist, und dann würde man ja hier, nach der obigen Hypothese in bezug auf die Pflanze 1917—1—5, eine 1 : 1 Spaltung erwarten. Dagegen spricht aber, dass auch bei den Kreuzungen XII und XIII ganz einfache  $F_1$ -Pflanzen vorkamen.

Der gefüllte Typus in dieser Kreuzung war anders als in den übrigen Kreuzungen, indem hier die Staubfäden stärker reduziert und überzählige Stempel vorhanden waren. Dass dies sowohl bei den  $F_1$ -Pflanzen als bei den stärker gefüllten in der Rückkreuzung der Fall war, zeigt, dass dieser besondere Typus vererbbar ist.

In den übrigen Artkreuzungen (XVIII, XIX, XXI) wurden auch einfache *amoena*-Pflanzen benutzt, und die Verbindungen waren also einfach  $\times$  einfach. Wie zu erwarten war, waren dann auch alle  $F_1$ - und  $F_2$ -Pflanzen einfach.

#### WUCHS.

Der Unterschied zwischen *amoena* und *Whitneyi* ist in einem Charakter so gross, dass er schon in ziemlich grosser Entfernung auffällt, nämlich im Wuchstypus. Die *amoena*-Pflanzen sind etwa zweimal so hoch wie die höheren *Whitneyi*-Formen; ausserdem sind sie hauptsächlich in der Nähe der Basis verzweigt und haben meistens mehrere gleich starke Zweige, besitzen aber keinen deutlichen Hauptstamm. Dies ist bei *Whitneyi* nur bei dem niedrigen dichten Typus der Fall. Der Blütenstand weicht auch stark von demjenigen bei *Whitneyi* ab, indem die Blüten weit auseinander in einer sehr langen Ähre sitzen und die Internodien im Blütenstande also lang sind, während bei



*Whitneyi* die Blüten in einer kurzen Ähre meistens dicht zusammen sitzen, obgleich die unteren bei dem stark lockeren Typus auch etwas entfernt von einander sein können. Dieser Charakter wird als systematisch bedeutungsvoll angesehen, und sowohl HOWELL (1903) als JEPSON (1901) wendet ihn als ein Hauptunterscheidungsmerkmal an.

Da bei *Whitneyi* wenigstens zwei Haupttypen im Wuchs vorkommen, müssen wir verschiedene Resultate erwarten je nach dem *Whitneyi*-Typus, der zur Kreuzung benutzt wird. Beide Typen wurden



Fig. 22. Eltern- und  $F_1$ -Typen der Artkreuzungen XIX und XXI (1920—221—1 =  $F_1$ ; 1920—241—1 = *Whitneyi*-P-Typus, 1920—240—1 = *amoena*-P-Typus).

auch mit *amoena* gekreuzt, und die beiden Arten von Kreuzungen werden im folgenden für sich behandelt.

*Whitneyi*, niedriger, dichter Typus  $\times$  *amoena*. Kreuzungen XXI und XIX, 1917—32—a  $\times$  1917—30—a und reziprok.

Die  $F_1$ -Pflanzen in diesen Kreuzungen waren nicht alle ganz gleich sondern in der Internodienlänge der Blütenregion etwas verschieden, bei beiden Kreuzungen in derselben Weise. Ich habe hierüber ausführliche Messungen ausgeführt, die ich aber jetzt nicht mitteile, da ich zuerst auch eine grössere Zahl von Messungen in  $F_2$  haben möchte.



Fig. 23.  $F_2$ -Pflanzen der Artkreuzung XIX (XIX—1—1, XIX—1—2, XIX—1—3, XIX—1—4).



Fig. 24.  $F_2$ -Pflanzen der Artkreuzung XIX (XIX—2—1, XIX—2—2, XIX—2—3, XIX—2—4, XIX—2—6, XIX—2—7).

Die  $F_1$ -Pflanzen waren aber alle Zwischenformen zwischen den  $P$ -Typen (Fig. 22). In der Höhe waren sie den *amoena*-Pflanzen fast oder ganz gleich, konnten zuweilen sogar, wie in der Fig. 22 höher

und kräftiger sein. Der *amoena*-Höhentypus dominierte also mehr oder weniger. In  $F_2$  trat eine deutliche Spaltung ein. Da diese Pflanzen alle in Töpfen gehalten wurden, ausserdem erst spät in diese gepflanzt wurden und deswegen lange dicht zusammen standen, blieben sie aber alle ziemlich schwach und bekamen kaum ihren richtigen Typus. Die Spaltung war aber sehr deutlich sowohl in der Internodienlänge der Blütenregion als in der Höhe, wie die Fig. 23—25 zeigen. Unter den Nachkommen von XIX—1 (Fig. 23) war die Pflanze XIX—1—2 in Höhe (71 cm) und Internodienlänge eine typische *amoena*-Pflanze, während XIX—1—4 (25 cm) vom *Whitneyi*-Typus, XIX—1—1 (52 cm) und XIX—1—3 (52 cm)  $F_1$ -Typen waren. Hier war also



Fig. 25.  $F_2$ -Pflanzen der Artkreuzung XXI (XXI—13—1, XXI—13—12, XXI—13—14, XXI—13—19, XXI—13—22).

die Spaltung in beiden Charakteren typisch monohybrid mit dem Verhältnis 1 : 2 : 1. Auch in der Nachkommenschaft von XIX—2 (Fig. 24) war die Spaltung deutlich, XIX—2—1 (60 cm), XIX—2—2 (71 cm) und XIX—2—3 (53 cm) waren alle *amoena*- oder  $F_1$ -ähnlich, während die drei übrigen, XIX—2—4 (13 cm), XIX—2—6 (19 cm) und XIX—2—7 (23 cm) die Höhe von *Whitneyi* hatten. Diese drei waren aber sehr kümmerlich, und die zwei erstgenannten von ihnen blühten gar nicht. Die 6  $F_2$ -Pflanzen nach XIX—20 waren alle ziemlich gleich und  $F_1$ - oder *amoena*-ähnlich mit der Höhe von bezw. 74, 53, 59, 57, 64 und 61 cm. Wenn diese drei  $F_2$ -Generationen zusammen genommen werden, wird also die Zahl der hohen, *amoena*- oder  $F_1$ -ähnlichen, Pflanzen 12, die der kleinen 4. Die Spaltung ist also deutlich mono-



hybrid mit völliger Übereinstimmung der gefundenen und der berechneten Zahlen. Auch in  $F_2$  der reziproken Kreuzung, nach XXI—13 (Fig. 25), war die Spaltung in höhere und niedrigere Formen deutlich und monohybrid ( $20:6$ , berechnet  $19,5:6,5$ ), obgleich hier der Unterschied nicht so scharf war und ausserdem alle einen verhältnismässig dichten Blütenstand, mit nur kleinen Verschiedenheiten, besaßen.

Es wurden hier keine reine *amoena*-Formen herausgespaltet und die Spaltung in Internodienlänge war ziemlich undeutlich. Dies zeigt, dass die Höhe und die Internodienlänge nicht zusammen vererbt werden. Von besonderem Interesse ist, dass die beiden reziproken Kreuzungen sich in der Internodienlänge verschieden verhalten, indem XIX sehr scharfe Spaltung zeigt, XXI aber nur eine undeutliche. Da aber die  $F_1$ -Generation in beiden



Fig. 26.  $F_2$ -Pflanzen der Artkreuzung XII (XII—3—4, XII—3—2, XII—3—3).



Fig. 27.  $F_2$ -Pflanzen der Artkreuzung XII (XII—32—1, XII—32—2, XII—32—3).

Kreuzungen in der Internodienlänge der Blütenregion variierte, kann dies eine genotypische Spaltung bedeuten haben und es nur ein Zufall gewesen sein, dass von den Kreuzungen verschiedene Genotypen in  $F_1$  selbstbefruchtet wurden. Nur grössere Zahlen können hierüber die Klärung bringen.

*Whitneyi*, lockerer Typus  $\times$  *amoena*. Kreuzungen XII und XIII, 1917—20—5  $\times$  1917—15—1 bzw. 1917—20—5  $\times$  1917—16—4.

Da dieselbe *Whitneyi*-Pflanze in beiden Kreuzungen

benutzt wurde, behandle ich sie hier zusammen. Die  $F_1$ -Pflanzen waren auch hier dem *amoena*-Typus ähnlicher, und in  $F_2$  trat Spaltung ein. Unter den Nachkommen von XII—1 waren zwei, XII—1—1 und XII—1—2, verhältnismässig hoch (55 bzw. 44 cm), die dritte XII—1—3, die vor dem Photographieren dieser Pflanzen starb und deswegen nicht auf der Fig. 28 ist, dagegen ziemlich klein (32 cm). Auch unter den Nachkommen von XII—32 (Fig. 27) waren zwei, XII—32—1 und XII—32—3, hoch (72 bzw. 59 cm), die dritte XII—32—2 niedrig (23 cm). Die drei Nachkommen von XII—3 waren dagegen alle ziemlich hoch, wie die Fig. 26 zeigt, etwa von derselben Höhe wie XII—4—3, leider wurden sie nicht gemessen. Die einzige  $F_2$ -Pflanze der Kreuzung XIII war 60 cm und also hoch. Es waren also in  $F_2$  dieser beiden Kreuzungen zusammen 8 hohe und 2 niedrige Pflanzen vorhanden, was einer monohybriden Spaltung entspricht. Auch in der Internodienlänge kam eine deutliche Spaltung vor, wie die Fig. 26 zeigt, wo z. B. XII—3—2 einen deutlichen *amoena*-Typus hat.

Nach Kreuzungen von *amoena* mit sowohl dem dichten als dem lockeren Typus von *Whitneyi* kam also in  $F_2$  eine Spaltung sowohl in der Internodienlänge als in der Höhe vor, die vielleicht in beiden Charakteren und sehr wahrscheinlich im letzteren monohybrid war. Der Unterschied in der Höhe wird also hauptsächlich durch ein einziges Gen verursacht gewesen sein. Ob die ausgespalteten niedrigen Formen in beiden Fällen demselben Typus gehörten, ist wegen des verhältnismässig schlechten Zustandes der Pflanzen nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Immerhin scheint die Pflanze XIX—2—7 einem mehr lockeren Typus als XIX—1—4 zu gehören. Wenn dies richtig ist, würden also beide *Whitneyi*-Typen in derselben Kreuzung mit einer dichten *Whitneyi*-Form ausgespaltet werden können. Wenn ein Gen für die *amoena*-Höhe mit *V* bezeichnet wird, und die *amoena*-Pflanzen *MMVV*, die dichten *Whitneyi* *mmvv* waren, würde man tatsächlich in  $F_2$  dieser Kreuzung auch *MMvv*-Pflanzen vom lockeren *Whitneyi*-Typus erwarten. Da alle Pflanzen mit *V* die *amoena*-Höhe bekommen, wird die hauptsächliche Spaltung nach dem Verhältnis 3 : 1 stattfinden, während unter den niedrigen Formen auch zwei verschiedene Höhentypen vorkommen würden. Bei der Kreuzung mit dem lockeren *Whitneyi*-Typus, also einer Verbindung *MMVV*  $\times$  *MMvv*, würde in  $F_2$  auch eine 3 : 1 Spaltung stattfinden, die niedrigen würden hier aber alle demselben Typus gehören. Ob dies die richtige Erklärung ist, wird erst durch grössere Zahlen entschieden werden können.

Von grossem Interesse ist die Spaltung in bezug auf die Inter-



Fig. 28.  $F_2$ -Pflanzen der Artkreuzungen XII und XVIII (XII—1—1, XII—1—2, XVIII—4—1, XVIII—4—2).



Fig. 29. Kreuzung eines Artbastards mit *Whitneyi*.  $F_1$  (1—25  $\times$  1917—20—5—1).

nodienlänge, da dieser Charakter von systematischer Bedeutung ist. Da auch hier bei sehr kleinen Zahlen die  $P$ -Typen ausgespaltet wurden, scheint auch diese Spaltung monohybrid zu sein. Da aber in  $F_2$  der Kreuzung XXI die Spaltung undeutlich war und keine aus-



geprägte *amoena*-Typen ausgespaltet wurden, sind wahrscheinlich die Verhältnisse jedoch komplizierter.

Bei den Artkreuzungen I und XVIII kam eine deutliche Spaltung nicht vor. In  $F_2$  der Kreuzung XVIII (Fig. 28) waren nur 6 Pflanzen vorhanden, und bei dieser kleinen Zahl war eine Spaltung kaum zu erwarten. Bei der Kreuzung von I—25 mit der *Whitneyi*-Pflanze 1917—20—5—1, waren zwar Verschiedenheiten in der Höhe unter den erhaltenen Pflanzen (Fig. 29) vorhanden, ob diese genotypischer Natur waren, bleibt aber noch festzustellen.

#### BLATTFARBE UND BLATTFORM.

In bezug auf diese Charaktere konnte keine genaue Untersuchung ausgeführt werden, da die meisten grösseren Blätter bei vielen Pflanzen sehr früh abfielen. Es trat aber in  $F_2$  eine Spaltung ein, sowohl in bezug auf die Blattfarbe als auf die Blattform. So waren unter den Nachkommen von XXI—13 einige heller, andere dunkler grün als die Mehrzahl. Unter den Nachkommen von XIX—2 war z. B. XIX—2—2 ziemlich breitblättrig, XIX—2—6 und XIX—2—7 dagegen schmalblättrig. Beide Spaltungen halte ich für genotypisch, obgleich besonders die Blattform stark modifiziert werden kann, da solche Unterschiede bei *Whitneyi* vererbbar waren und hier eine genotypische Spaltung in diesen Charakteren zu erwarten war, weil *amoena* schmalere und dunklere Blätter als die meisten *Whitneyi*-Formen hat. Eine genaue Analyse kann aber erst durch die Untersuchung von  $F_2$  und grösseren Zahlen von  $F_2$ -Pflanzen ausgeführt werden.

#### ZUSAMMENFASSUNG ÜBER DIE ARTKREUZUNGEN.

In den ersten Jahren nach der Wiederentdeckung der Mendelschen Regeln wurde vielfach behauptet, dass diese Regeln nur für Varietätenkreuzungen, nicht aber für Artkreuzungen gelten. Während Varietätenbastarde in  $F_2$  aufspalten, sollten Artbastarde dagegen in  $F_2$  und folgenden Generationen konstant sein. Jedoch hatte NAUDIN schon 1859 (BLARINGHEM 1911) eine sehr weitgehende Spaltung in  $F_2$  mehrerer Artbastarde konstatiert. Seit 1900 sind sehr viele Fälle von in  $F_2$  oder bei Rückkreuzungen spaltenden Artbastarde bekannt worden, so unter Pflanzen in den Gattungen *Rubus* (LIDFORSS 1905, 1907, 1914), *Mirabilis* (CORRENS 1909), *Lappa* (HERIBERT-NILSSON 1910), *Linum* (TAMMES 1911), *Antirrhinum* (BAUR 1911, LOTSY 1912, 1913, 1916), *Geum* (WEISS 1912, ROSÉN 1916), *Pisum* (SUTTON 1913), *Dianthus*

(WICHLER 1913), *Nicotiana* (HAIG-THOMAS 1913, EAST 1916, MALINOWSKI 1916), *Brassica* (KAJANUS 1913, 1917), *Vitis* (RASMUSON 1914, 1916), *Viola* (KRISTOFFERSSON 1914, 1916), *Cistus* (GARD 1914), *Petunia* (LOTSY 1914), bei verschiedenen *Getreidesartbastarden* (TSCHERMAK 1914), in den Gattungen *Salix* (HERIBERT-NILSSON 1918, IKENO 1918), *Medicago* (HAGEM 1919), *Epilobium* (LEHMANN 1919, ÅKERMAN 1921), *Aquilegia*, *Melandrium* (BAUR 1919) und wahrscheinlich *Spirogyra* (TRANSEAU 1919). Auch spaltet der Gattungsbastard *Triticum sativum*  $\times$  *Secale cereale* (JESENKO 1913) bei Rückkreuzungen auf. Auch bei Tieren sind viele Fälle in  $F_2$  spaltender Artbastarde bekannt und zwar bei ganz verschiedenen Klassen, so bei *Phasanen* (HAIG-THOMAS 1913), bei dem Gattungsbastarde *Xiphophorus strigatus*  $\times$  *Platypoecilus maculatus* (GERSCHLER 1914) und in den Gattungen *Poecilopsis* (HARRISON 1917), *Philosamia* (HAWKES 1918) und *Tephrosia* (HARRISON 1920 b).

Es gibt aber auch Artbastarde, für welche von kritischen Forschern in den letzten Jahren eine Nichtspaltung in  $F_2$  von allen oder von fast allen Charakteren behauptet wird, so bei den Schmetterlingsgattungen *Pygaera* (FEDERLEY 1913) und *Oporabia* (HARRISON 1920 a). Bei *Pygaera* ist als Ursache der Nichtspaltung festgestellt worden, dass die grosse Mehrzahl der Chromosomen der beiden Arten nicht konjugieren können. Einzelne Chromosomen können aber konjugieren, und damit hängt höchst wahrscheinlich zusammen, dass eine Mendelspaltung für einen einzigen Charakter (die Farbe einer Warze bei der Raupe) nachgewiesen werden konnte. Diese Untersuchungen von FEDERLEY sind also eine schöne Bestätigung der Chromosomentheorie. Bei *Oporabia* kann das Ausbleiben der Spaltung nicht in dieser Weise erklärt werden, denn bei dem betreffenden Bastard *O. filigrammaria*  $\times$  *autumnata* konjugierten nach HARRISON (1920 a) fast alle Chromosomen, nur eins oder zwei ausgenommen. Da aber hier in  $F_2$  keine sichtbare Spaltung vorhanden war, in  $F_3$  dagegen mehrere Individuen von einem abweichenden Typus auftraten, scheint mir dieser Fall dringend eine neue eingehende Untersuchung zu brauchen, ehe er als ein Fall nichtspaltender Artbastarde angeführt werden kann.

Wenn also wahrscheinlich in allen Fällen, wo eine Chromosomenkonjugation stattfinden kann, eine Spaltung in  $F_2$  der Artbastarde auch vorkommt, so ist die Möglichkeit immerhin vorhanden, dass diese in anderer Weise und nach anderen Gesetzen verläuft als bei Varietätenkreuzungen. GOLDSCHMIDT (1918, 1920) erwähnt, dass bei Kreuzung der nordeuropäischen Form von *Callimorpha dominula* mit rotgefleckten Flügeln mit der italienischen Form, deren Flügel gelbgefleckt sind,

die  $F_1$ -Schmetterlinge intermediär, orange, werden, während in  $F_2$  eine Spaltung im Verhältnis 1 : 2 : 1 eintritt. Bei der Kreuzung der rotgefleckten mit einer selten in Deutschland vorkommenden, der italienischen ganz ähnlichen Form werden die  $F_1$ -Tiere rotgefleckt, und in  $F_2$  tritt eine Spaltung im Verhältnis 3 : 1 ein. In beiden Fällen kommt also Spaltung in  $F_2$  vor, die  $F_1$ -Generationen sind aber verschieden, und hier gehören jedoch alle Formen derselben Art. Man würde deswegen vielleicht den Schluss ziehen können, dass wenn zwei Formen weniger verwandt sind, sie andere Spaltungsverhältnisse zeigen. Mit dieser Auffassung scheinen auch die Verhältnisse in der Gattung *Tephrosia* übereinzustimmen. Um festzustellen, ob derselbe Charakter sich bei einer Artkreuzung anders als bei einer Varietätenkreuzung verhält, hat HARRISON (1920 b) eine melanistische Form von *T. crepuscularia* sowohl mit der typischen hellen Form derselben Art als auch mit der typischen hellen Form von *T. bistortata*, von welcher Art auch eine melanistische Form vorkommt, gekreuzt. In beiden Fällen bekam er eine melanistische  $F_1$ -Generation, im ersten Falle spaltete aber die  $F_2$ -Generation im Verhältnis 3 : 1, im letzteren dagegen in einer kontinuierlichen Reihe auf, wo keine Klassifikation möglich war. Er zieht hieraus den Schluss, dass diese kontinuierliche Variation nicht durch Polymerie erklärt werden kann, da die Varietätenkreuzung zeigt, dass nur ein Gen vorhanden ist, und er meint, dass die richtige Erklärung eine Veränderung der Gene durch die Artkreuzung ist.

Meiner Meinung nach sind diese Schlüsse nicht völlig berechtigt. Wie FEDERLEY (1920) neulich gezeigt hat, kommt Polymerie auch bei Schmetterlingen vor, und es scheint mir als ob wir die Verhältnisse in *Tephrosia* auch durch Polymerie erklären können. Wir brauchen nur ein Gen, z. B. *A*, annehmen, das notwendig vorhanden sein muss, damit die dunkle Farbe sich entwickeln kann, das selbst aber nur schwache oder keine sichtbare Wirkung hat, und mehrere andere Gene z. B. *B*, *C*, *D* etc., die die dunkle Farbe verstärken. Wenn dann die melanistische Form von *T. crepuscularia* *AABBCCDD*, die typische Form dieser Art *aaBBCCDD* und die typische Form von *T. bistortata* *AAbbccdd* ist, wird man tatsächlich in  $F_2$  der Varietätenkreuzung eine 3 : 1 Spaltung, in  $F_2$  der Artkreuzung dagegen eine kontinuierliche Serie erhalten.

Bei den Artkreuzungen von *Oenothera* kommen auch Spaltungen vor, hier liegen aber eigentümliche Verhältnisse vor, die noch nicht ganz aufgeklärt sind: auf die Literatur über diese Gattung gehe ich aber hier nicht ein. Auch bei *Epilobium* scheinen mehr komplizierte



Verhältnisse vorhanden zu sein, da die reziproken Bastarde ganz verschieden sein können (LEHMANN 1918), eine Beschreibung der spaltenden  $F_2$ -Generation liegt aber bei dieser Gattung nicht vor. Bei der Kreuzung von anderen *Epilobium*-Arten können aber die reziproken Kreuzungen in  $F_1$  gleich ausfallen (ÅKERMAN 1921).

Da die von mir dargestellten Bastarde zwischen den *Godetia*-Arten *Whitneyi* und *amoena* fast völlig steril waren, bekam ich von ihnen nur sehr kleine  $F_2$ -Generationen. Deswegen war kaum deutliche Spaltungen zu erwarten. *Trotz den kleinen Zahlen traten aber in bezug auf alle genau untersuchten Eigenschaften, Blütenfarbe, gefüllte Blüten, Höhe der Pflanze, Internodienlänge des Blütenstandes und wahrscheinlich auch in bezug auf Blattfarbe und Blattform genotypische Spaltung ein.* Da die Blattform sehr modifizierbar ist, kann erst eine Untersuchung von  $F_3$  entscheiden, ob die in  $F_2$  vorhandenen Unterschiede genotypischer Natur waren. *In bezug auf Blütenfarbe, gefüllte Blüten und Höhe der Pflanze entsprachen die gefundenen Zahlen den gewöhnlichen Mendelschen, und hier konnte eine recht genaue Analyse der Spaltungen ausgeführt werden, obgleich einige Einzelheiten noch nicht ganz klar sind.* Auch in bezug auf die systematisch bedeutungsvolle Internodienlänge des Blütenstandes war die Spaltung wahrscheinlich wenig kompliziert. Da ich gleichzeitig durch Varietätenkreuzungen die beiden Arten *Whitneyi* und *amoena* ziemlich eingehend genetisch analysiert hatte, war es möglich festzustellen, ob die Gene sich bei den Artkreuzungen anders als bei den Varietätenkreuzungen verhielten. Das Resultat war, dass *in allen genau untersuchten Fällen die Spaltungen in  $F_2$  der Artbastarde gerade so ausfielen, wie man nach den Resultaten der Varietätenkreuzungen erwarten würde, und dass auch in den weniger analysierten Fällen nichts vorkam, das mit diesen Resultaten nicht übereinstimmen könnte.* Wenn Unregelmässigkeiten vorkamen, wie z. B. das Auftreten von Pflanzen mit stärker gefärbter Unterseite der Kronenblätter in  $F_2$  der Kreuzung XXI oder die Verminderung der Ausbreitung des roten Pigments bei der Kreuzung von I—25 mit 1917—20—5—1, so konnten diese auch bei den entsprechenden Varietätenkreuzungen nachgewiesen werden. Man kann also bei *Godetia* mit Sicherheit den Schluss ziehen, dass *wenigstens sehr viele und höchst wahrscheinlich alle Gene sich bei Artkreuzungen genau in derselben Weise wie bei Varietätenkreuzungen verhalten, und dass also eine Veränderung der Gene durch die Artkreuzung nicht zustande kommt.* Da die *Godetia*-Bastarde fast völlig steril sind, würde man wohl sonst gerade hier eine solche Veränderung erwarten. Deswegen

scheint mir die von mir gegebene Erklärung der Resultate von HARRISON wahrscheinlicher zu sein als die von ihm selbst gegebene. Vielleicht würde er bei der nicht ausgeführten Kreuzung der typischen Form von *bistortata* mit der melanistischen derselben Art eine ganz ähnliche  $F_2$ -Spaltung wie bei der Artkreuzung erhalten. Deswegen wäre es wünschenswert, dass diese Kreuzung ausgeführt werden könnte.

Zusammenfassend können wir also in bezug auf die zweite Aufgabe dieser Arbeit feststellen, dass *nach allen jetzt vorliegenden Resultaten zu urteilen die Bastarde zwischen den Godetia-Arten Whitney und amoena in  $F_2$  genau in derselben Weise wie die Varietätenbastarde spalten und dass also kein prinzipieller Unterschied zwischen diesen Arten von Kreuzungen besteht. Meiner Meinung nach wird man dieser Schluss in der Weise verallgemeinern dürfen, dass Artbastarde sich nicht prinzipiell verschieden von Varietätenbastarden verhalten. Zwar können bei Artbastarden Komplikationen vorkommen, dies ist aber auch bei Varietätenkreuzungen der Fall, ich brauche nur an die gefüllten Rassen von Matthiola zu erinnern, und dies ist also kein Gegenbeweis.*

### SUMMARY.

1) These investigations were undertaken in order to procure a complete genetical analysis of the *Godetia*-species *Whitneyi* and *amoena* and to determine whether the hybrids between these two species show segregation in  $F_2$ , and if this is the case, whether this segregation follows the same principles as the segregation of varietal crosses.

2) *Varietal crosses* were made within *Whitneyi* as to the following characters: flower colour, size of corolla, doubleness of flowers, leaf colour, shape of leaves and habit of growth.

3) As to flower colour the following pairs of genes were shown to occur.

A—a, aa-plants with yellow margins, AA- and Aa-plants non-yellow.

B—b, B produces light lilac colour.

C—c, C produces rose colour, the heterozygotes being often very light, nearly white.

D—d, D alone has no visible effect; it produces lilac colour with B or C.

E—e, E produces red colour.

F—f, F alone has no visible effect but gives with E the type red with light margins.

$G—g$ ,  $G$  produces a red spot in the centre of the petal;  $Gg$ -plants have a smaller spot.

$H—h$ ,  $H$  enlarges the spot produced by  $G$ , but has alone no visible effect.

$I—i$ ,  $I$  gives, probably only with  $B$ , rose-lilac colour.

Linkage was shown to occur between  $B—b$  and  $E—e$ ,  $E—e$  and  $G—g$ ,  $C—c$  and  $F—f$ . Thus  $B—b$ ,  $E—e$  and  $G—g$  are located in the same pair of chromosomes, while  $C—c$  and  $F—f$  both are located in another pair. As to  $B—b$  and  $E—e$  the gametic ratio was found to be about 6 : 1 : 1 : 6, the crossing-over percentage thus being about 14.3. As to the other cases of linkage the ratio of gametes could not be determined.

4) As to the size of the corolla it was shown that the  $aa$ -plants have a smaller corolla on the average than the plants with  $A$ . Probably other genes are also involved in producing differences in the size of the corolla.

5) Single flowers are more or less completely dominant over double ones.

6) Segregation as to leaf colour was shown to occur in several crosses, though classes could not be sharply distinguished. Dark colour dominates, though probably not completely, over light colour. At least two pairs of genes are involved.

7) As to the shape of leaves genetical differences were shown to occur, and segregation was found to take place in  $F_2$  from several crosses. In order to express the shape the relative length =  $\frac{\text{length}}{\text{breadth}}$  was exactly determined, and a great number of leaves were measured. The genes for length and breadth were found to segregate more or less independently, and thus the segregation with regard to the shape of the leaf was produced. Probably only a few pairs of genes are involved. The genetical type of a plant can be determined only by measuring the leaves of its offspring as the modifications are very pronounced.

8) The low, dense type of growth was shown to be recessive to the high, lax type, the segregation in  $F_2$  being simple. The genes involved are named  $R—r$ . The gene  $R$  is probably inherited quite independently of the genes for flower colour,  $E$  and  $F$ .

9) In *amoena varietal crosses* were made with regard to flower colour and doubleness of flowers.

10) Two different homozygotically spotted types of *amoena* occur.



One of them has a red spot at the base of the petals (»Basalfleck«, type II), the other has a more lilac red spot across the middle part of the petals (»Querfleck«, type I). The heterozygotes between these two types possess both spots (type III) and segregate in  $F_2$  in the ratio 1:2:1. As in the  $F_2$ -generation from crosses between these types and unspotted *Whitneyi*-forms the two types segregate in the ratio 3:1 and as, further, only the types I and II were obtained in a cross between type III and an unspotted form, a case of multiple allelomorphism possibly is present here. My numbers, however, are rather small and the case is perhaps only one of high linkage. Two pairs of genes ( $K$ , producing the »Querfleck«,  $L$ , producing the »Basalfleck«) are preliminary assumed.

A sectoral chimaera was obtained in one of my  $F_2$ -generations, which had flowers of both the type III and the type II. This is probably a case of mutation.

11) There are two double-flowering varieties in *amoena*. One has almost single or only a few double flowers with seldom more than 5—6 petals, the other has all or nearly all flowers double and mostly with a great number of petals. The pronounced double race is more or less dominant over the less double one. The ratio 3:1 is obtained in  $F_2$ , though the classes are not distinct. The pair of genes involved is named  $U-u$ . The plants of the colour type II are always more pronounced double than those of the type III, and these are more double than those of the type I. Thus the gene  $L$  has an augmenting effect, or the gene  $K$  an attenuating effect, or they are closely linked with genes of such effects. On the plants of the slightly double race this effect is much smaller than on the plants of the other race, and thus the 3:1 ratio in  $F_2$  is obtained.

12) No *Oenothera*-like phenomena did occur in the varietal crosses. Only one case of a probable mutation (the chimaera) was found.

13) In the crosses between *Whitneyi* and *amoena* all the  $F_1$ -hybrids were almost completely sterile both as to the pollen and as to the ovules, and therefore only very small numbers were obtained in  $F_2$ .

14) A segregation in  $F_2$  did occur as to flower colour, doubleness of flowers, height of the plant, length of the internodes in the flowering part, and probably as to colour and shape of leaves. The two latter characters, especially the shape of leaves, are rather modifiable and

must therefore be followed in  $F_3$ . Such a  $F_2$ -generation, however, has not as yet been raised.

15) As to flower colour, doubleness of flowers, and height of plant an analysis was procured. It was shown that the genes in these species crosses behaved in exactly the same manner as in the varietal crosses. A change of the genes by species crossing cannot, therefore, have taken place in this case.

16) The case brought forth by HARRISON as an example of a gene changed by species crossing is explained on a factorial base.

17) From the fact that in *Godetia* no difference is seen in the behaviour of the genes in the species crosses and in the varietal crosses the conclusion is drawn that there is no principal difference between species and variety crosses with regard to the behaviour in  $F_2$ .

#### ZITIERTE LITERATUR.

1. BATESON, W. and PUNNETT, R. C. 1911—12. On the Inter-relations of Genetic Factors. Proceed. of the Roy. Soc. B. 84.
2. BATESON, W., SAUNDERS, E. R. and PUNNETT, R. C. 1905. Experimental Studies in the Physiology of Heredity. Reports to the Evolution Committee. Report II.
3. — 1906. Ibidem. Report III.
4. — 1908. Ibidem. Report IV.
5. BATESON, W. and SUTTON, I. 1919. Double Flowers and Sex-Linkage in *Be-gonia*. Journal of Genetics VIII.
6. BAUR, E. 1910. Vererbungs- und Bastardierungsversuche mit *Antirrhinum*. Zeitschr. ind. Abst. Vererb. III.
7. — 1911. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Erste Auflage. Berlin.
8. — 1919. Ibidem. 3. und 4. Auflage.
9. BLARINGHEM, L. 1911. La notion d'espèce et la disjonction des hybrides d'après CHARLES NAUDIN (1852—75). Progr. rei bot. IV.
10. CORRENS, C. 1903. Über die dominierenden Merkmale der Bastarde. Ber. d. D. Bot. Ges. XXI.
11. — 1909. Vererbungsversuche mit blass(gelb)grünen und buntblättrigen Sippen bei *Mirabilis Jalapa*, *Urtica pilulifera* und *Lunaria annua*. Zeitschr. ind. Abst. Vererb. I.
12. DAHLGREN, K. V. Ö. 1918. Über einige Kreuzungsversuche mit *Chelidonium majus* L., *Polemonium coeruleum* L. und *Lactuca muralis* L. Svensk Bot. Tidskrift XII.
13. DEXTER, J. S. 1918. Inheritance in *Orthoptera*. The Amer. Nat. LII.
14. EAST, E. M. 1916. Inheritance in crosses between *Nicotiana Langsdorffii* und *Nicotiana alata*. Genetics I.

15. FEDERLEY, H. 1913. Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge *Pygaera anachoreta*, *cutula* und *pigra* sowie einiger ihrer Bastarde. Zeitschr. ind. Abst. Vererb. IX.
16. — 1920. Die Bedeutung der polymeren Faktoren für die Zeichnung der *Lepidopteren*. Hereditas I.
17. FRIMMEL, F. 1920. Notiz über Dominanzverhältnisse bei *Ruch sien*bastarden. Zeitschr. ind. Abst. Vererb. XXIV.
18. FROST, H. B. 1915. The Inheritance of Doubleness in *Matthiola* and *Petunia*. I. The Hypotheses. The Amer. Nat. II.
19. GARD, M. 1914. Recherches sur les hybrides artificiels de *Cistes*, obtenus par E. BORNET. Troisième mémoire. Les hybrides dérivés et les hybrides complexes. Beihefte zum Bot. Centralblatt XXXI.
20. GERSCHLER, M. W. 1914. Über alternative Vererbung bei Kreuzung von *Cyprinodontiden*-Gattungen. Zeitschr. ind. Abst. Vererb. XII.
21. GOLDSCHMIDT, R. 1913. Der Vererbungsmodus der gefüllten Levkojenrassen als Fall geschlechtsbegrenzter Vererbung? Zeitschr. ind. Abst. Vererb. X.
22. — 1918. A Preliminary Report on some Genetic Experiments concerning Evolution. The Amer. Nat. LII.
23. — 1920. Die quantitative Grundlage der Vererbung und Artbildung. Vorträge und Aufsätze über Entw. d. Org. H. XXIV.
24. GREGORY, R. P. 1911. Experiments with *Primula sinensis*. Journal of Genetics I.
25. HAGEM, O. 1919. Einige  $F_2$ - und  $F_3$ -Generationen bei dem Bastard *Medicago sativa*  $\times$  *M. falcata*. Nyt Magazin for Naturvidenskaberne. 56.
26. HAIG-THOMAS, R. 1913. *Nicotiana* Crosses. IV Conférence internationale de génétique. Paris.
27. — 1913. Note sur les croisements de faisans. Ibidem.
28. HARRISON, J. W. H. 1917. Studies in the Hybrid *Bistonina* II. Journal of Genetics VI.
29. — 1920 a. Genetical Studies in the Moths of the Geometrid Genus *Oporabia* (*Oporinia*) with a special consideration of Melanism in the *Lepidoptera*. Journal of Genetics IX.
30. — 1920 b. The Inheritance of Melanism in the Genus *Tephrosia* (*Ectropis*) with some consideration of the Inconstancy of Unit Characters under Crossing. Journal of Genetics X.
31. HAWKES, Mrs O. A. M. 1918. Studies in Inheritance in the Hybrid *Philosamia* (*Attacus*) *ricini* (BOISD)  $\sigma$   $\times$  *Philosamia* *cynthia* (DRURY)  $\phi$ . Journal of Genetics VII.
32. HERBERT-NILSSON, N. 1910. Iakttagelser öfver descendenterna af en spontan artbastard (*Lappa officinalis* L.  $\times$  *tomentosa* L.). Bot. Not.
33. — 1918. Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung *Salix*. Lunds Univ. Årsskrift. N. F. Avd. 2. Bd 14. Nr 28.
34. HOWELL, 1903. A Flora of Northwest America. Vol. I. Phanerogamae.
35. IKENO, S. 1918. On Hybridisation of some Species of *Salix*. Journal of Genetics VIII.
36. Index Kewensis II. Oxford 1893.
37. JEPSON, 1901. A Flora of Western Middle California. Berkeley.



38. JESENKO, F. 1913. Über Getreide-Speziesbastarde (Weizen-Roggen). Zeitschr. ind. Abst. Vererb. X.
39. JOHANNSEN, W. 1913. Elemente der exakten Erblchkeitslehre. 2 Auflage.
40. KAJANUS, B. 1913. Über die Vererbungsweise gewisser Merkmale der *Beta*- und *Brassica*-Rüben. Zeitschr. f. Pflanzenzücht. I.
41. — 1917. Über Bastardierungen zwischen *Brassica Napus* L. und *Brassica Rapa* L. Zeitschr. f. Pflanzenzücht. V.
42. KRISTOFFERSSON, K. B. 1914. Über Bastarde zwischen elementaren Spezies der *Viola tricolor* und *V. arvensis*. Bot. Not.
43. — 1916. Om nedärkning av herkogami och autogami hos *Viola*. Bot. Not.
44. LEHMANN, E. 1918. Über reziproke Bastarde zwischen *Epilobium roseum* und *parviflorum*. Zeitschr. f. Botanik X.
45. — 1919. Weitere *Epilobium*-Kreuzungen. Ber. d. D. Bot. Ges. XXXVII.
46. LIDFORSS, B. 1905. Studier öfver artbildningen inom släktet *Rubus*. Arkiv för botanik. Bd 4. N:o 6.
47. — 1907. Studier öfver artbildningen inom släktet *Rubus*. II. Ibidem. Bd 6. N:o 16.
48. — 1914. Resumé seiner Arbeiten über *Rubus*. Zeitschr. ind. Abst. Vererb. XII.
49. LILJA. 1839. Flora öfver Sveriges odlade växter. Stockholm.
50. LODIEWIJS, J. A. 1911. Erblchkeitsversuche mit Tabak. Zeitschr. ind. Abst. Vererb. V.
51. LOTS, J. P. 1912. Versuche über Artbastarde und Betrachtungen über die Möglichkeit einer Evolution trotz Artbeständigkeit. Zeitschr. ind. Abst. Vererb. VIII.
52. — 1913. Hybrides entre espèces d'*Antirrhinum*. IV Conférence internationale de génétique. Paris.
53. — 1914. La théorie du croisement. Arch. Néerl. des Sciences Ex. et Nat. Série III B, Tome II.
54. — 1916. *Antirrhinum rhinanthoides* mihi. Ibidem. Série III B. Tome III.
55. MALINOWSKI, E. 1916. Über das Auftauchen neuer Formen in der Nachkommenschaft von Bastarden (*Nicotiana atropurpurea*  $\times$  *N. silvestris*). Ber. Wissensch. Ges. Warschau IX. Abt. 8.
56. MORGAN, T. H., STURTEVANT, A. H., MULLER, H. J. and BRIDGES, C. B. 1915. The Mechanism of Mendelian Heredity. New York.
57. NABOURS, R. K. 1917 a. Studies of inheritance and evolution in *Orthoptera*. II. Journal of Genetics VII.
58. — 1917 b. Studies of inheritance and evolution in *Orthoptera*. III. Ibidem.
59. NILSSON-EHLE, H. 1909. Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen. Lund.
60. — 1920. Multiple Allelomorphe und Komplexmutationen beim Weizen. Hereditas I.
61. RASMUSON, H. 1914. Über Vererbung bei *Vitis*. Mitteil. aus der Kaiserl. Biol. Anst. f. Land- und Forstw. Nr 15.
62. — 1916. Kreuzungsuntersuchungen bei Reben. Zeitschr. ind. Abst. Vererb. XVII.
63. — 1919. Genetische Untersuchungen in der Gattung *Godetia* (Vorl. Mitteil.). Ber. d. D. Bot. Ges. XXXVII.
64. — 1920 a. On some Hybridisation Experiments with Varieties of *Collinsia* Species. Hereditas I.

65. RASMUSON, H. 1920 b. Die Hauptergebnisse von einigen genetischen Versuchen mit verschiedenen Formen von *Tropaeolum*, *Clarkia* und *Impatiens* (Vorl. Mitteil.). *Hereditas* I.
66. RENNER, O. 1917. Versuche über die gametische Konstitution der *Önotheren*. *Zeitschr. ind. Abst. Vererb.* XVIII.
67. ROSÉN, D. 1916. Kreuzungsversuche *Geum urbanum* L. ♀ × *riivale* L. ♂. *Bot. Not.*
68. SAUNDERS, E. R. 1910. Studies in Inheritance of Doubleness in Flowers. I. *Petunia*. *Journal of Genetics* I.
69. — 1911. Further Experiments on the Inheritance of »Doubleness» and other Characters in Stocks. *Ibidem*.
70. — 1913. On the mode of Inheritance of certain Characters in Double-throwing Stocks. *Zeitschr. ind. Abst. Vererb.* X.
71. — 1916 a. On selective partial sterility as an explanation of the behavior of the double-throwing Stock and the *Petunia*. *The Amer. Nat. L.*
72. — 1916 b. The results of further breeding experiments with *Petunia*. *Ibidem*.
73. — 1917. Studies in the Inheritance of Doubleness in Flowers. II. *Meconopsis*, *Althaea* and *Dianthus*. *Journal of Genetics* VI.
74. SAX, K. 1918. The Inheritance of Doubleness in *Chelidonium majus* L. *Genetics* III.
75. SUTTON, A. W. 1913. Compte rendu d'expériences de croisements faites entre le pois sauvage de Palestine et les pois de commerce dans le but de découvrir entre eux quelque trace d'identité spécifique. IV Conférence internationale de génétique. Paris, 1911.
76. TAMMES, T. 1911. Das Verhalten fluktuierend variierender Merkmale bei der Bastardierung. *Recueil d. Trav. Bot. Néerl.* VIII.
77. TISCHLER, G. 1917. Chromosomenzahl, -Form und -Individualität im Pflanzenreiche. *Progr. rei bot.* V.
78. TRANSEAU, E. N. 1919. Hybrids among species of *Spirogyra*. *The Amer. Nat.* LIII.
79. TSCHERMAK, E. v. 1914. Über die Vererbungsweise von Art- und Gattungsbastarden innerhalb der Getreidegruppe. *Mitt. landw. Lehrkanzeln k. k. Hochschule f. Bodenkultur Wien* II (Nach Ref. in *Zeitschr. ind. Abst. Vererb.* XIV).
80. DE VRIES, H. 1901. *Die Mutationstheorie* I. Leipzig.
81. WEISS, F. E. 1912. *Geum intermedium* Ehr. and its segregates. *British Association, section k. Dundee* (Nach ROSÉN 1916 zitiert).
82. WHELDAL, M. 1916. *The Anthocyanin Pigments of Plants*. Cambridge.
83. WICHLER, G. 1913. Untersuchungen über den Bastard *Dianthus* × *Armeria* × *Dianthus deltoides* nebst Bemerkungen über einige andere Artkreuzungen der Gattung *Dianthus*. *Zeitschr. ind. Abst. Vererb.* X.
84. ÅKERMAN, Å. 1921. Untersuchungen über Bastarde zwischen *Epilobium hirsutum* und *Epilobium montanum*. *Hereditas* II.

## TAFELERKLÄRUNG.

Tafel I, Fig. 1. *Whitneyi*, schwachviolett.

» 2.	»	,	»	,	schwacher Fleck.
» 3.	»	,	rosa (schwach),	»	»
» 4.	»	,	violett.		
» 5.	»	,	rosaviolett.		
» 6.	»	,	rotviolett.		
» 7.	»	,	violettrot.		
» 8.	»	,	dunkelrot.		
» 9.	»	,	hellrot.		
» 10.	»	,	rot, Seitenränder hell (= schwachviolett).		
» 11.	»	,	»	»	(= » , schwächer).
» 12.	»	,	»	»	(= weisslich).
» 13.	»	,	mit Fleck mittlerer Grösse.		
» 14.	»	,	grossfleckig.		
» 15.	»	,	kleinfleckig.		
» 16.	»	,	gelb.		
» 17.	»	,	ungeöffnete Blüte, schwachviolett, gelb.		
» 18.	»	,	»	»	rot, Seitenränder hell, gelb.
» 19.	»	,	»	»	rot.
» 20.	<i>Amoena</i> ,	rosa,	Typus	I.	
» 21.	»	,	»	»	II.
» 22.	»	,	»	»	III.
» 23.	<i>Whitneyi</i> × <i>amoena</i> ,	violett,	Basalfleck.		
» 24.	»	,	»	»	rot, Seitenränder hell, Basalfleck.

## INHALTSVERZEICHNIS.

Material und Methodik .....	S. 144	C. Zusammenfassung über die Varietätenkreuzungen S.	261
Keimungsversuche .....	» 145	II. Artkreuzungen .....	» 262
I. Varietätenkreuzungen .....	» 152	Blütenfarbe .....	» 262
A. Versuche mit <i>G. Whitneyi</i> .....	» 152	Gefüllte Blüten .....	» 267
Blütenfarbe .....	» 152	Wuchs .....	» 271
Blütengrösse .....	» 187	Blattfarbe und Blattform ...	» 278
Gefüllte Blüten .....	» 201	Zusammenfassung über die Artkreuzungen .....	» 278
Blattfarbe .....	» 208	Summary .....	» 282
Blattform .....	» 212	Zitierte Literatur .....	» 285
Wuchs .....	» 233	Tafelerklärung .....	» 289
B. Versuche mit <i>G. amoena</i> .....	» 244		
Blütenfarbe .....	» 245		
Gefüllte Blüten .....	» 249		



# A CASE OF HEREDITARY BRACHYPHALANGY UTILIZED AS EVIDENCE IN FORENSIC MEDICINE

BY OTTO L. MOHR

ANATOMICAL INSTITUTE, CHRISTIANIA UNIVERSITY, NORWAY

---

ACCORDING to a new law («Law regarding children whose parents have not married each other»; April 10, 1915) the illegitimate children are in Norway »entitled to the fathers as well as to the mothers family name» and have »the same right of inheritance as a legitimate child».

This law has, as may be easily understood, led to several legal actions in cases where the man upon whom the child is fathered denies the parentage. The following relates to such a case. Since it is, so far as known, the first instance in which a hereditary malformation has been utilized as paternity evidence in forensic medicine, it might perhaps be of some interest to have it published in a genetic periodical.

At the suggestion of professor, Dr. med. FR. HARBITZ, chairman of the Commission of Forensic Medicine, the author was asked by the court to give an opinion as medical expert. The declaration given contains the main data upon which the conclusion was based and the account may therefore here be restricted to a presentation of this declaration. It should, however, be mentioned that the statement is intended for a jury of laymen and has been formed in accordance with this special purpose. For a review of the literature and a general discussion of the genetic facts upon which the conclusion is based we may refer to an earlier publication dealing with a corresponding hereditary malformation in man (OTTO L. MOHR and CHR. WRIEDT: »A new type of hereditary brachyphalangy in man». Carnegie Inst. of Washington, Publ. No 295, 1919).

The declaration reads as follows:

*Paternity case Mr. Hans Olsen against Karen Hansen of Reistad.*

The undersigned received in February, 1920, a letter from Mr. F. R., justice of the law circuit of X., of which letter the following might be quoted: »in the paternity case mentioned above the mother,

Karen Hansen, has stated that her child lacks a joint in each finger. The fingers of Hans Olsen, upon whom she has fathered her child, exhibit the same abnormality. The evidence in the case being weak, it has been thought possible that the resemblance with regard to the said abnormality between the child and the man upon whom it has been fathered might be of conclusive importance».

As medical expert named by the court I have carried out the following investigations:

1. Personal examination of the hands and feet of Mr. *Hans Olsen* including the taking of photographs and radiographs of his hands and feet.

2. Examination of photographs of *Karen Hansen's* hands and radiographs of her hands and feet.

3. Examination of photographs of the hands of *Karen Hansen's son Ole Kristian* and of radiographs of his hands and feet.

With regard to Karen Hansen and her son the material mentioned was, at my demand, obtained through the court. The radiographs were taken by Dr. HOLMBOE, Mesnalien.

4. Personal examination of *Anna Olsen*, the mother of Hans Olsen.

I have also, partly through the court, partly through direct application, obtained information regarding the relationships of the persons involved in the case. The more important part of this information is quoted below.

*Hans Olsen* was born at Christiania Feb. 19, 1899 as an illegitimate child of Anna Olsen, born 1861 at Hovland in Berg. The father was, according to the register of the parish of Uranienborg »Kristian Johnsen, travelling agent, resident in Sweden». Hans was twin brother to Peder, who died immediately after birth and who accordingly entered in the register previously to Hans. The father of Peder is called »Kristian Jonsson, sailor, residence unknown». Hans Olsen has no living brothers and sisters.

The examination of Hans Olsen proves that his hands and feet are markedly deformed. The fingers from the index to the fifth are shortened, a shortening which on the second, third and fifth finger is so pronounced that these fingers seen from the volar surface show only two grooves in stead of the normal three (Fig. 1 and 2).

The radiographs (Fig. 3) prove that the shortening is due to a malformation of the second row of finger bones in the fingers from the index to the fifth. The second finger bone is in the index finger

entirely absent, in the third and fifth finger the shortening of the corresponding phalanx is very marked. In the fourth finger the shortening is less pronounced. But a calculation of the relation between the length of the second phalanx of the fourth finger and the length of the normal metacarpal bones proves that also this bone is slightly shortened. The thumbs are normal in both hands.

The radiographs of the feet of Hans Olsen prove that his feet exhibit the same malformation as do the hands, only still more pronounced. The second row of phalanges is entirely absent in the toes from the second to the fifth and in addition the first phalanx of the first toe is markedly shortened (Fig. 4).

*Karen Hansen* was born July 28, 1891 at Myren in Reistad. Her parents were Hans Fredriksen Myren and Sofie Næset. Hans Fredriksen Myren was born 1849 at Myren in Reistad, his wife Sofie Næset in 1860 at Næset in Reistad. Karen Hansen has had seven brothers and sisters.

The photographs and radiographs of the hands of Karen Hansen (Fig. 5 and 6) and the radiographs of her feet prove that her hands and feet are entirely normal.

*Karen Hansen's son Ole Kristian* was born Aug. 11, 1919 and he was, when the radiographs were taken, eight months old. The fertilizing coition took place while the mother was in service at Flaten in Dal, in which place Hans Olsen occasionally lived at that time.

The photographs of the hands of Ole Kristian demonstrate that his fingers from the index to the fifth are markedly shortened. All these fingers, when seen from the volar surface, have two grooves in stead of the normal three (Fig. 7 and 8). The radiographs (Fig. 9) prove that the shortening is due to the fact that the second row of phalanges is lacking in the fingers mentioned. Only in the right ring finger there is seen a very small centre of ossification in the place of the second phalanx. The thumbs are normal.

The radiographs of the feet (Fig. 10) demonstrate that the corresponding toes exhibit the same malformation. In addition the first phalanx of the first toe is absent.

With regard to the individual last mentioned it should for the estimation of these data be kept in mind that his hands have not yet completed their development. In the normal development of hands and feet the second row of phalanges is the last one to complete its development. Already at birth, however, these bones are normally well pronounced, their formation dating back to the third month of



foetal life. The fact that they are here lacking in an eight months old child proves conclusively that we are dealing with a malformation.

Experience from analogous malformations in other material entitles us to expect that later on, also in this individual, some at any rate of the finger bones belonging to this second row will appear. But since their formation is so markedly delayed they will present a pronounced shortening. It is in this connection of special interest that the ring finger of the right hand on the Röntgen plate presents a tiny ossific centre indicating the first formation of the second phalanx in this finger. The fact that this centre of ossification appears first in the fourth finger leads to the assumption that the second finger bone in this finger will be longer than the corresponding finger bone in the other malformed fingers.

When these facts are taken into consideration it may be said that the abnormality found in the hands and feet of the child is the same as that with which we are confronted in Hans Olsen's hands and feet. The present difference is due to the fact that the hands and feet of the child have not yet completed their development. Striking features which prove the correspondence, even in details, between the malformation of the two individuals are the following: among the malformed finger bones the second phalanx of the ring finger is in the child the one which has first begun to develop. Correspondingly, in Hans Olsen's hands the second bone of the ring finger is the one which shows the least pronounced shortening. Moreover, while the bones of the thumb are in both individuals normal, the first bone in the big toes of the child is still lacking. Similarly the corresponding bone in the big toes of Hans Olsen shows a marked shortening.

The malformation with which we are confronted in Hans Olsen and in Karen Hansen's son Ole Kristian is a hereditary deformity and its mode of inheritance is well known. Corresponding malformations of hands and feet represent the group of human characters the hereditary relations of which have been most fully worked out. Personally I have had the opportunity of investigating such a material, including direct inheritance through six generations within a family of 161 individuals.

In the literature I have found thirteen investigations dealing with families in which there occurred simultaneous malformations of toe and finger bones, related to the one here found. In general it may be said that the second row of toe and finger bones is the one which is most frequently affected. In all the cases mentioned the deformity

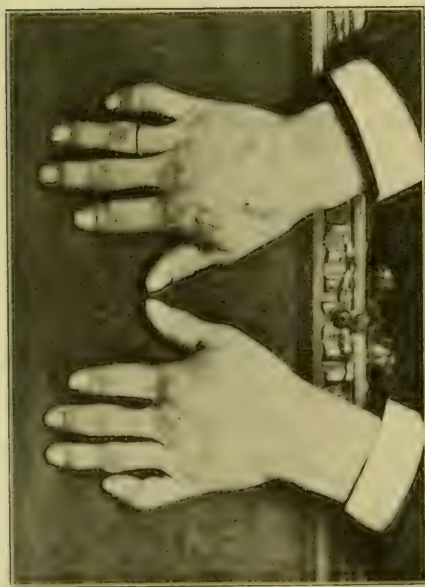


Fig. 1. Hands of Hans Olsen.



Fig. 2. Hands of Hans Olsen.

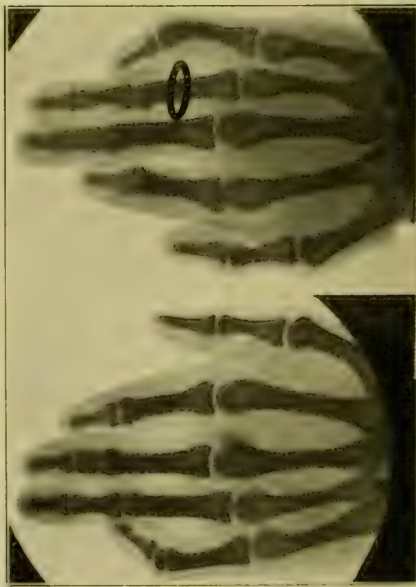


Fig. 3. Radiographs of the hands of Hans Olsen.

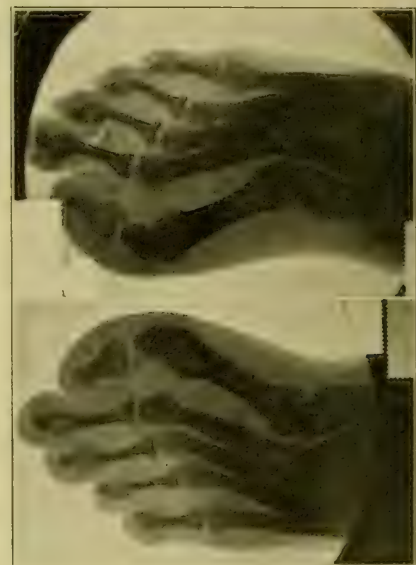


Fig. 4. Radiographs of the feet of Hans Olsen.



Fig. 5. Hands of Karen Hansen.

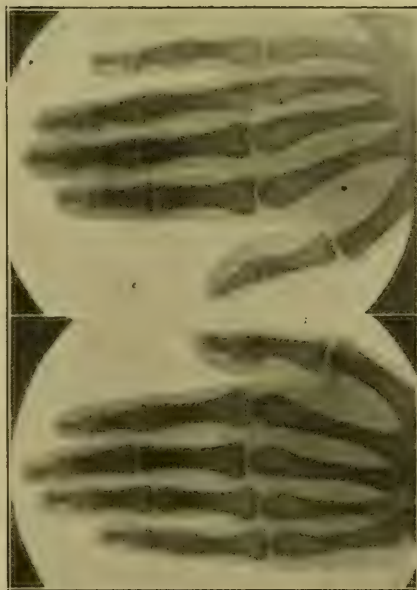


Fig. 6. Radiographs of the hands of Karen Hansen.



Fig. 7. Hands of Ole Kristian.



Fig. 8. Hands of Ole Kristian.



Fig. 9. Radiographs of the hands of Ole Kristian.



Fig. 10. Radiographs of the feet of Ole Kristian.



was found to be a hereditary one and that it was transmitted directly from parents to children. Apparent deviations from this rule are in the whole literature, dating back to 1857, mere exceptions. And in these cases the malformation was always present in one of the parents of the individual who transmitted the abnormality.

From what we with certainty know concerning the mode of inheritance of these malformations only the following facts shall here be mentioned:

1. When a person suffering from such an anomaly begets offspring with a normal individual, we will expect half of the children to exhibit the malformation.

2. A person suffering from such a malformation has inherited the anomaly from one of his parents<sup>1</sup>.

In the present case we are accordingly justified in the following assumptions:

Karen Hansen's son Ole Kristian has inherited his malformation from one of his parents. The hands and feet of Karen Hansen are entirely normal. Her father and mother and her seven brothers and sisters have, according to the information obtained, normal hands. Her son must accordingly have inherited the malformation from his father.

The following possibilities consequently present themselves: the child has either inherited the malformation from Hans Olsen or from another man suffering from the same abnormality.

Under these conditions it was of interest, if possible, to find out from whom Hans Olsen had inherited his malformation. I examined his mother, Anna Olsen, and found that her hands were normal. Close interrogation concerning her relatives (father, mother, two brothers and sisters, three half-brothers and sisters) brought out the fact that no members of her family are known to have had malformed hands. It must accordingly be assumed that Hans Olsen has inherited the malformation from his father Kristian Johnsen. His mother has not observed that the latter had malformed hands, but importance cannot be attributed to this fact, since her acquaintance with Kristian Johnsen clearly has been very superficial (cf. her information in the church register quoted above — occupation: first "travelling agent", later

<sup>1</sup> The facts already presented may explain why it was in this case regarded as superfluous to bring under discussion the question of the first occurrence of the mutation.

»sailor»; residence: first »Sweden», later »unknown»). Efforts now made to trace Mr. Kristian Johnsen have led to no results.

The point of interest in connection with the facts just mentioned is the following: if Anna Olsen herself had had the malformation, i. e., if the abnormality was present in her family, it was thinkable that in Dal, where some of her relatives live, another person belonging to the family and suffering of the malformation might have impregnated Karen Hansen. However, since I have found the hands of Anna Olsen normal and since her relatives according to the information obtained, do not show the abnormality, this possibility may be considered as excluded.

The following two possibilities accordingly remain: either Hans Olsen is the father of the child in question or a person belonging to another family and suffering from the same malformation has fertilized Karen Hansen.

I consider the possibility last mentioned as practically excluded. The deformity we are here dealing with is very rare. It seems unthinkable that Karen Hansen should be acquainted with two unrelated men suffering from this abnormality. Meanwhile I have asked the court to inquire of reliable persons in Dal who are well acquainted with the locality, whether in this community families or single individuals are known to have abnormal hands.

Through the court I have received the following answer from Mr. D., sheriff in Dal: »as sheriff in this community for 25 years I have come into connection with and know personally practically every person living here. But I have never heard anything to the effect that families are found here in which some members are suffering from a malformation like the one here mentioned — with the exception of the man upon whom the child is fathered».

I have moreover received a letter from Mr. F. R., justice in X., informing me that some witnesses have been examined, who according to the opinion of the plaintiff, possibly may have had coition with the accused. All these witnesses have now once more presented themselves to the justice in Y. The justice as well as the crown witness declare that »none of the witnesses suffer from the malformation in question».

### CONCLUSION.

From what has been presented above I believe that Mr. Hans Olsen is the father of Karen Hansen's son Ole Kristian. My opinion is based upon the following facts:

1. The malformation of hands and feet found in Ole Kristian, the son of Karen Hansen of Reistad, is undoubtedly a hereditary one.
2. The child must have inherited the deformity from his father.
3. The malformation of Ole Kristian's hands and feet is in all details the same as that which I have found in Hans Olsen, a point which in view of the considerations presented above is of decisive weight.»

It may be added that Mr. Hans Olsen, according to the judgement later passed in the case was »found to be the father of Karen Hansen's son Ole Kristian» and had to pay a sum in costs of proceedings to the State.







1



2



3



4



5



6



7



8



9



10



11



12



13



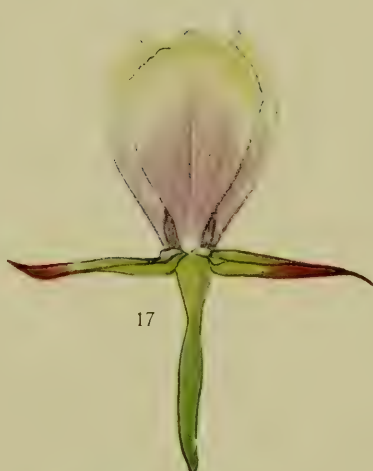
14



15



19



17



18



16



20



21



22



23



24





# THE INHERITANCE OF THE FLOWER COLOUR AND THE SEED COLOUR IN *LUPINUS ANGUSTIFOLIUS*

BY CARL HALLQVIST  
WEIBULLSHOLM, LANDSKRONA

---

SEVERAL types of flower colour and seed colour are known in *Lupinus angustifolius* since long ago. The data have been brought together in »Die Züchtung der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen», where FRUWIRTH (1919) mentions the occurrence of blue, light blue, rose (probably identical with my bluish red) and white flower colours. It is also stated here that dark seed colour and coloured flowers are correlated, as well as white seed colour and white flowers. FRUWIRTH hybridized blue and white types and found that blue flower colour and dark coloured, marbled seeds were dominant over white flower colour and white seeds. In  $F_2$  the hybrids segregated in the ratio 3:1.

According to HARZ (in Landwirtschaftliche Samenkunde) there is also found a variety named *leucospermum* with coloured flowers and white seeds. The existence of this variety has been doubted by KAJANUS. According to him, the cause of proposing this variety must be due to the occurrence of white seeds in samples of blue flowered varieties. The fact that white flowers become coloured at a later stage (see pag. 302) may also account for the fact, especially since the intensity of this colour varies greatly in response to varying environmental conditions. No type with white seeds combined with coloured flowers in earlier stages has been found in my material.

The most complete investigation hitherto made of the inheritance of the flower colour in *Lupinus angustifolius* has been published by VESTERGAARD (1919). He also finds that the blue and white colours segregate in the ratio 3:1. He also crossed red and white types and succeeded in obtaining a synthesis of the blue colour in  $F_1$  and  $F_2$ , which segregated regularly in 9 blue, 3 red and 4 white. The red type in VESTERGAARD's cultures is probably also identical with my bluish red.

The seed colour has been investigated by FRUWIRTH (1915) and KAJANUS (1912). FRUWIRTH has obtained a type with dark, self-coloured seeds. He has studied its inheritance, and he has arrived at very peculiar results. I have had no type of this kind in my material.

KAJANUS has classified different types of seed colour, but no study of their inheritance has been made by him. I am much indebted to KAJANUS for receiving material of the different types of seed and flower colours.

### THE MATERIAL.

The following pure bred lines have been used as starting material.

- |    |                            |   |
|----|----------------------------|---|
| 1. | <i>Flower colour:</i> Blue | <i>Seed colour:</i> Earth-brown, marbled and white punctured. The ordinary seed colour.   |
| 2. | » : »                      | » : White punctured and earth-brown, not marbled. This is the variety »Weibull's Meteor». |
| 3. | » : Tinged blue            | » : Earth-brown, marbled and white punctured.   |
| 4. | » : Bluish red             | » : Earth-brown, marbled and white punctured.   |
| 5. | » : Violet                 | » : Rust-brown, marbled and white punctured.  |
| 6. | » : White                  | » : White.  |

In the course of the experiments the following new types have been obtained as recombination products:

- |    |                              |  |
|----|------------------------------|--|
| 1. | <i>Flower colour:</i> Violet | <i>Seed colour:</i> Rust-brown and white punctured, not marbled. |
| 2. | » : Pure red                 | » : Rust-brown, marbled and white punctured.                     |
| 3. | » : Tinged red               | » : Earth-brown, marbled and white punctured.                    |



The colour of the flower changes with age in this lupine as well as in other species of the genus. The different types are, however, very distinct, and no difficulty is met with in classifying the types. While in all coloured types coloration appears in the vegetative organs, as in the cotyledons, in the petioles, in the bracts and sepals, no such coloration is found in the white flowered types, where the enumerated parts are pure green.

## DETAILS OF THE TYPES.

### THE FLOWER COLOUR.

*The blue type* (Pl. II, fig. 1).—Standard blue, wings blue with the upper edge of the upper third bluish violet and with a bluish white lower part, strongly marked with deep blue coloured nerves. Also the lower edge of the lower part lighter. Keel white with blue nerves and with an intensive dark blue beak. The two upper sepals of the calyx quite blue, the two lateral, smaller ones also almost blue coloured, the median, strongly developed sepal green with the exception of blue coloured tip and nerves. The membranous bract with blue spots and striae concentrated in the margin of the leaf. This makes the unopened inflorescence quite blue. The colour of the axis of the inflorescence in the upper part strongly blue, disappearing downwards. The colour of the flower more intensive with age.

*The tinged blue type* (Pl. II, fig. 5).—Standard of flowers just opening almost white on the inside with only a faint tinge of blue; the outside, the tip and the flanks with a weak but distinct blue colour. The median and basal parts white. The upper edge of the wings white, the lower edge with a faint blue colour, disappearing from the place of union downwards. Keel white with no trace of colour (the beak of the keel of the blue type deep blue coloured). The yellow anthers visible through the keel.

The blue coloured parts become larger with age, and the coloration becomes more intensive. At last a violet tinge appears on the inside of the standard and on the upper and outer parts of the wings. However, the colour of the oldest flowers of this type is not anything like the colour of the youngest flowers of the blue type. The keel remains uncoloured. The colour of the bracts and sepals as in the blue type, the colour of the unopened inflorescence, consequently, blue. The colour of the axis of the inflorescence also blue.

*The violet type* (Pl. II, fig. 2).—Standard violet with blue nerves,

with a bluish tinge at the base. Wings violet with blue nerves, the lower edge from the place of union downwards with a bluish tinge; the upper edge lighter, in its upper part, above the place of union, reddish violet. Keel white with violet nerves and blackish violet beak. Blue coloured parts enlarging with age, the colour intensifying. Sepals and bracts violet, the distribution of colour as in the former type. The colour of the axis brownish.

*The bluish red type* (Pl. II, fig. 3). Standard red with blue nerves. Wings red with blue nerves, the colour weaker in the back parts of the upper edge, and in the basal parts on the whole. The area above the union of the wings either quite blue or sharply defined by a blue line. Keel white with blackish red beak. Older flowers with a diffuse blue colour, intensifying with age. Sepals and bracts reddish with a tinge of blue. The distribution of the colour in these organs as in the blue type. The axis bluish red.

Bluish red is ordinary called red in *Lupinus angustifolius*. Bluish red is probably the colour called rose by FRUWIRTH and red by VESTERGAARD, as mentioned in the above.

*The pure red type* (Pl. II, fig. 4). I have intentionally adopted this name to mark it off from the bluish red type with which it is easily confused. As regards the red colour no difference is seen in the both types, but every trace of blue colour in the flower and in other parts is absent from the pure red. The axis is brownish red. The difference between the two colour types is quite distinct and errors in classifying them are out of question to the trained observer; a less trained eye, however, may have some difficulty in separating the types. This difference is also noticeable in the seed colour. Cp. the description of the seed colour, pag. 304, and the characteristic of the seed colour in immature stages, pag. 331.

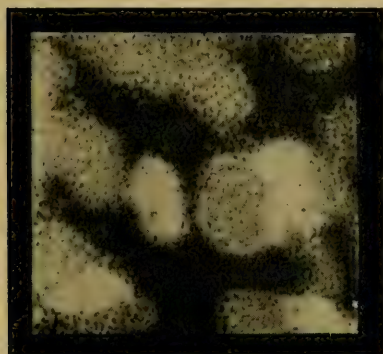
*The tinged red type* (Pl. II, fig. 6). Standard and wings with a faint, yellowish tinge of rose. Keel as in the tinged blue type, without colour, even in the beak. Sepals, bracts and axis as in the bluish red type.

*The white type*. Standard and wings in early stages pure white, coloured with age. Intensity of the colour varies with different environmental conditions: it is sometimes so marked that a flower in the proper stage of development hardly deserve to be called white coloured. An old individual of a white line seems to be stronger coloured than the »dilution forms» tinged blue and, particularly, tinged red, since the colour of these is diffuse, while the colour of the whites is concentrated in the wings.

There is one important point of difference, however, between the flowers of the whites and those of the tinged types, viz. the coloration of the latter ones even in early stages. The young flowers of the whites show no trace of colour; the sepals, bracts and axis are quite green.

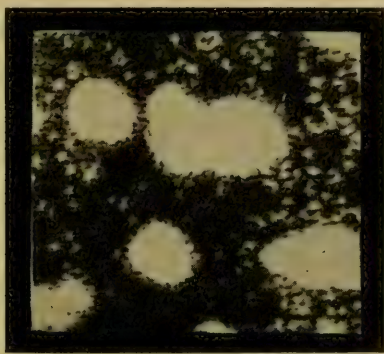
#### THE SEED COLOUR.

The seed colour of *Lupinus angustifolius* depends on the presence of pigment in the palisades of the seed coat, according to the investigations of KAJANUS and FRÜWIRTH. The figure reproduced in the work of FRÜWIRTH (1915, pag. 218) shows that the pigment layer is defined to the centre of the palisade cells. The ordinary colour of the



*a* ( $12/1$ )

Marbled; white flecks, dark areas composed of closely packed pigment grains, the lighter areas with scattered grains.



*b* ( $12/1$ )

Non-marbled; white flecks, dark areas as in *a*, the lighter areas lacking.

Fig. 1.

seed is this (Pl. II, fig. 8). On a lighter or darker coloured pearl-gray ground there is found an earth-brown marbling of varying limits together with white flecks sharply defined. When examined under a magnifying lens the characteristics of this coloration will be found (see fig. 1). The pigment grains are collected in small groups; the heaping up of these groups or the scattered occurrence of the groups give rise to the above mentioned characteristic colour schemes as shown in the figure. They are very closely heaped up in the dark marbled areas, they are more scattered in the pearl-gray fields, and in the white parts only sporadic dots are found. The limits between the different coloured areas are remarkably sharp. I have characterized this type as the earth-brown, marbled. KAJANUS mentions three



varieties of this type differing in the intensity and in the distribution of the colour; only the darker one of his types, which at the same time is the one generally found, has been used in my experiments, but seeds resembling the lighter, thin coloured types have often been found as modifications.

The fourth type proposed by KAJANUS has been used in one of my experiments (Pl. II, fig. 7). It lacks the pearl-gray ground-colour; in its place the earth-brown marbling colour covers the whole surface of the seed with the exception of the white flecks. The pigment groups are found here only in two grades of density, sporadically in the white flecks and closely compacted in the earth-brown areas. The intermediate grades of density do not occur, and the gray colour, consequently, does not occur either (fig. 1 b). I have characterized this type as the earth-brown, not marbled. It is very easy to distinguish this type from the marbled as no transitions are found.

The earth-brown seed colour is found correlated with blue, tinged blue, bluish red and tinged red flowers, but is not found in violet, pure red and white.

The rust-brown seed colour, (Pl. II, fig. 9 and 10) due to another kind of pigment, is not mentioned in the literature. This type includes also marbled and non-marbled varieties. The marbled variety (Pl. II, fig. 10) has a gray field, almost cream-coloured, a rust-brown marbling and white flecks. Seeds from the earth-brown type are sometimes modificatory rust-brown when poorly developed. If only sound and fully developed seeds are taken for comparison, no difficulty is met with in classifying the types. The rust-brown seed colour is found correlated with violet and pure red flowers.

The non-marbled variety of the rust-brown type has been obtained as a recombination product from my experiments. It also lacks the gray ground colour as does its earth-brown analogue. It may appear peculiar that the gray ground colour and the marbling colour of the three-coloured type depend on different quantities of the same pigment. The investigations of FRUWIRTH and KAJANUS as well as my own experiments bear out this fact, however, and it is further strengthened by the observations made on the colour of seeds still immature and enclosed in the green pods. The gray as well as the marbled parts of the seed have the same colour at this stage, and the difference is wholly one of intensity. In the earth-brown type there are two different grades of intensity of blue, in the rust-brown type of violet.

The white seed (Pl. II, fig. 11) has a faint rust-brown, hook-for-

med scar at the hilum; the whole surface of the seed is generally found to have a touch of the same marbling colour. Cp. the coloration of the white flowers when old.

I have only found white seeds in lines with white flowers.

As to the methods employed it should be stated that isolation by means of parchment bags has been used in all cases (with the exception of Nos. 228—236—20). Consequently, the families are all progenies from isolated mother plants. It seems, however, as were self-fertilization the exclusive method of fertilization in *L. angustifolius*. The families just mentioned (94 plants in all) showed no case of vicinism when allowed to seed without bagging, and the same has been found in other families with recessive flower colours not mentioned in the tables, viz. 3 tinged blue, 2 tinged red and 1 pure red families, 105 individuals in all.

No case of vicinism has been found in these 199 cases in spite of the most favourable opportunities of hybridization. Further investigations on this point are in progress. The same has been pointed out by VESTERGAARD, who did not use any isolation in his experiments.

The following crosses have been made between the types discussed in the above.

#### TABLE OF CROSSES.

Cross	1: White flower colour » seed colour	} × {	Blue flower colour Earth-brown, marbled seeds
»	2: Violet flower colour Rust-brown, marbled seeds	} × {	Blue flower colour Earth-brown, non- marbled seeds
»	3: Bluish red flower colour Earth-brown, marbled seeds	} × {	Blue flower colour Seed colour as female parent
»	4: Tinged blue flower colour Earth-brown, marbled seeds	} × {	Blue flower colour Seed colour as female parent
»	5: White flower colour » seed colour	} × {	Tinged blue flower colour Earth-brown, marbled seeds
»	6: Violet flower colour Rust-br. marbled seed colour	} × {	White flower colour » seed colour

Cross 7:	Bluish red flower colour	} × {	White flower colour
	Earth-brown, marbled seeds		» seed colour
8:	Tinged blue flower colour	} × {	Violet flower colour
	Earth-brown, marbled seeds		Rust-brown, marbled seeds
9:	Bluish red flower colour	} × {	Violet flower colour
	Earth-brown, marbled seeds		Rust-brown, marbled seeds
10:	Bluish red flower colour	} × {	Tinged blue flower colour
	Earth-brown, marbled seeds		Seed colour as female parent

### GENETICAL FORMULAE.

Before discussing the segregations it seems desirable to give a summary of the genetical formulae. The formulae shall be fully discussed later.

*R*: a factor for pure red flower colour and rust-brown seed colour; it is, in addition, the fundamental colour factor; the *rr*-types have white flowers and white seeds.

*B*: a bluing factor giving bluish red flowers and earth-brown seeds with *R*.

*V*: transforms the pure red colour into violet, necessitating the presence of *R*; *V* does not influence the seed colour.

The factors *B* and *V* give the full blue colour when both present; in the absence of *R* no coloration is attained by any of them. Thus the formula *RBV* is required for blue colour.

*F*: a factor necessary for the complete development of the colour. The colour produced by the other factors become diluted when *F* is absent. Blue becomes tinged blue, bluish red becomes tinged red. The diluted forms of violet and pure red have not yet been found. The seed colour is not influenced by this factor.

*M*: the marbling factor. The pigment in the seed coat becomes closely compacted in some parts and thinner in other when *M* is present. In the absence of *M* no marbling occurs the pigment being distributed evenly on the surface, interrupted only by white flecks.

The different constant phenotypes apart from the marbling are thus constituted as follows:



Blue	flower colour, earth-brown seed colour	=	<i>RRBBVVFF</i>
Tinged blue	»	=	<i>RRBBVvff</i>
Bluish red	»	=	<i>RRBBvvFF</i>
Tinged red	»	=	<i>RRBBvvff</i>
Violet	rust-brown	=	<i>RRbbVVFF</i>
( ?	» ?	=	<i>RRbbVvff</i> ) not yet obtained.
Pure red	»	=	<i>RRbbvvFF</i>
( ?	» ?	=	<i>RRbbvvff</i> ) not yet obtained.
White	white	=	<i>rrBBVVFF</i>
»	»	=	<i>rrbbVVFF</i> etc.

### THE RESULTS OF THE SEGREGATIONS.

The detailed results of the segregations and the numerical relations within the different families are tabulated in tables 7—26, pp. 345—362. The numbers of individuals of the different families are rather small, as seen, and therefore it is not possible to decide upon the question whether within the families belonging to the same type of segregation small but significant differences are present, as for instance in the degree of linkage etc.; only the totals of the families with the same mode of segregation have been considered here. When treating the proportions between the  $F_3$ -families of different types of segregation only the relation between the constant dominants and the heterozygous families have been determined; the constant recessives have not been considered. Thus the proportions expected have been referred to the number 3 ( $1 + 2$ ) instead of 4 ( $1 + 2 + 1$ ) in the case of simple segregation. In the case of di-hybrid segregations the proportions have not been calculated from the constant 16, but each family from double dominant and simple recessive mother plants have been calculated from the numbers  $1 + 2 + 2 + 4$  and  $1 + 2$  respectively. It should also be mentioned that  $F_3$ -families with less than 20 individuals have not been considered.

It is to be expected, according to the genetical formulae, that all crosses between blue colour on the one side and tinged blue, bluish red, violet and the whites constituted *rrBBVVFF* on the other should give simple segregation, as each of these latter ones differ genotypically from the blue ones only by the absence of one factor. The same type of segregation should result, and for the same reason, when the earth-

brown seed of the blue flowers are crossed with the rust-brown in the violet and with the white seed of the whites. All these combinations have been made (crosses 1, 2, 3, 4), and both the  $F_2$ - and the  $F_3$ -generations have given the results expected.

*Cross 1 (table 7).*

White flower colour	} × {	blue flower colour
seed colour		earth-brown seed colour
<i>rrBBVVFF</i>		<i>RRBBVVFF</i>

$F_1$  is blue and earth-brown, and the segregation in

$F_2$ : 289 blue : 73 white, expected 271,5 : 90,5.

The difference = 17,5 is 2,1 times the standard error (8,21) and, consequently, somewhat great, yet it is not so large as to lie beyond the limits prescribed.  $F_3$  was spoiled. The inheritance of the seed colour was not followed in this cross.

*Cross 2 (tables 8—9).*

Violet flower colour, rust-brown seed colour (*RRbbVVFF*) × blue flower colour, earth-brown seed colour (*RRBBVVFF*).

$F_1$  is blue with earth-brown seeds, and  $F_2$  has given:

215 blue : 73 violet (table 8)

expected: 216            72            D/M = 1,0/7,35 = 0,14.

3 violet  $F_2$ -plants have given constant violet progenies in  $F_3$  (table 9) with 247 individuals in all. Among 9  $F_3$ -families from blue parent plants 1 has given a constant blue progeny (22 individuals), and 8 have segregated in:

456 blue : 154 violet

expected: 457,5        : 152,5        D/M = 1,5/10,69 = 0,14.

The results of the segregation in  $F_2$  as well as in  $F_3$  are, as seen, pretty satisfactory, although the proportions between the constant and the segregating  $F_3$ -families might have been better. Instead of the expected 3 : 6 proportions 1 : 8 was obtained. The low number of plants makes the deviation allowable. The seed colour was determined in  $F_2$  in 209 blue and 69 violets; all blue were found to have earth-brown seeds, all the violets rust-brown seeds.

*Cross 3 (tables 10—11).*

Bluish red × blue flower colour, no difference in seed colour.  
*RRBBvvFF*    *RRBBVVFF*

$F_1$  is blue, and  $F_2$  segregates in

122 blue : 40 bluish red (table 10)

expected: 121,5 : 40,5  $D/M = 0,5/5,51 = 0,09$ .

The following segregation numbers were obtained in  $F_3$ :

296 blue : 101 bluish red

expected: 297,75 : 99,25  $D/M = 1,75/8,63 = 0,20$ .

The relation between the number of constant and segregating families is 6 : 8, expected: 4,67 : 9,33. The constant blue families have 296 individuals in all. From 6 bluish red parent plants 202 individuals of the same colour were obtained. Thus the results are pretty well in accordance with the theoretical expectation.

#### Cross 4 (tables 12—13).

Tinged blue  $\times$  blue flower colour, no difference in seed colour.

*RRBBVVff*      *RRBBVVFF*

$F_1$ , having the formula *RRBBVVff* and heterozygotic in factor  $F$  only, is blue, but upon closer study it is found that a weakening of the colour has taken place. The influence of the  $F$ -factor is thus seen to be somewhat stronger in the duplex stage than in the simplex stage. The segregation numbers in  $F_2$  as well as in  $F_3$  are very good:

$F_2$       396 blue : 138 tinged blue (table 12)

expected: 400,5 : 133,5  $D/M = 4,5/10,0 = 0,45$

$F_3$       324 blue : 107 tinged blue (table 13)

expected: 323,25 : 107,75  $D/M = 0,75/8,99 = 0,08$ .

The relation between the constant and the segregating  $F_3$ -families, 6 : 11, comes in addition as close as possible to the theoretical expectation, and the progenies of all tinged blue coloured plants investigated have been found to be constant in accordance with the theory.

Simple Mendelian segregation is to be expected in some other combinations according to the theory. No primary crosses have been made in these cases, but the  $F_3$  of some di-hybrid crosses includes families from parent plants with the same kind of heterozygosis as that of the primary crosses if made. The proportions to be expected, 3 : 1, are found in all cases. The following cases should be observed:

Tinged blue  $\times$  tinged red in  $F_3$  of cross 10 (table 26),

Bluish red  $\times$  pure red in  $F_3$  of cross 9 (tables 23—24),

Violet  $\times$  pure red in  $F_3$  of cross 9 (table 24),

Bluish red  $\times$  tinged red in  $F_3$  of cross 10 (table 26),



Bluish red  $\times$  white ( $rrBBvvFF$ ) in  $F_2$  of cross 7 (table 19),  
 Tinged blue  $\times$  white ( $rrBBVVff$ ) in  $F_3$  of cross 5 (table 15),  
 Violet  $\times$  white ( $rrbbVVFF$ ) in  $F_2$  of cross 6 (table 17).

With the exception of the combinations tinged red  $\times$  white, with the constitution  $rrBBvvff$ , and pure red  $\times$  white, with the constitution  $rrbbvvFF$ , all those combinations have been investigated, where simple segregation is to be expected, and the segregation has in all these cases followed normal and good proportions without any selection or other disturbances.

Three crosses have been made between whites on the one side and coloured but not blue types on the other. All these combinations gave a synthesis of blue and segregated in  $F_2$  in the ratios 9:3:4. The proportions found in  $F_3$  substantiate the results and correspond with the hypothesis as well. These are the crosses 5, 6 and 7.

Cross 5 (tables 14—15).

White seed- and flower colours ( $rrBBVVFF$ )  $\times$  tinged blue flower colour ( $RRBBVVff$ ); earth-brown, marbled seed.

$F_1$  has slightly diluted blue flower colour and earth-brown seeds. The simplex stage of the factor  $F$  accounts for the slight dilution of the colour (Cp. cross 4).

$F_2$  53 blue : 10 tinged blue : 18 white (table 14)

expected: 45,<sub>56</sub> : 15,<sub>19</sub> : 20,<sub>25</sub>

$$D/M \frac{7,44}{4,66} = 1,60 \quad \frac{5,19}{3,51} = 1,45 \quad \frac{2,25}{3,90} = 0,58$$

$F_3$  of the same cross gave:

337 blue : 127 tinged blue : 138 white (table 15)

expected: 338,<sub>62</sub> : 112,<sub>88</sub> : 150,<sub>5</sub>

$$D/M \frac{1,62}{12,17} = 0,13 \quad \frac{14,02}{9,58} = 1,47 \quad \frac{12,5}{10,62} = 1,18$$

It is clear that the segregation of this cross takes place in the ratio 9:3:4, even if the deviations often lie beyond the limits of the standard error in each generation. When the results in  $F_2$  and  $F_3$  are summed up, however, the differences become smoothed out, and the results conform to the theory, the quotients D/M being 0,45; 0,88; and 1,17 respectively. Also the rest of the results in  $F_3$  corresponds with the hypothesis. The observed numerical relations are pretty well in accordance with the calculated as seen in the following.

158 blue : 48 tinged blue

$$\text{expected: } 154,5 \quad : 51,5 \quad D/M = \frac{3,5}{6,22} = 0,56$$

224 blue : 78 white

$$\text{expected: } 226,5 \quad : 75,5 \quad D/M = \frac{2,5}{7,53} = 0,33$$

179 tinged blue : 56 white

$$\text{expected: } 176,25 \quad : 58,75 \quad D/M = \frac{2,75}{6,64} = 0,41$$

The constant and the segregating families occur in a number, which is very near to the theoretical expectation. From 32 blue parent plants the result was:

7 constant blue : 13 9:3:4-segregates : 6 blue and tinged blue : 6 blue and white families

$$\begin{array}{ccc} \text{expected: } 3,56 & 14,22 & \underbrace{7,11 \quad 7,11} \\ D/M \quad \frac{3,44}{1,78} = 1,93 & \frac{1,22}{2,82} = 0,43 & \frac{1,11}{1,94} = 0,58 \end{array}$$

10 tinged blue  $F_2$ -plants gave in  $F_3$ :

5 constant tinged blue : 5 tinged blue and white families

$$\text{expected: } 3,33 \quad : 6,67 \quad D/M = \frac{1,67}{1,57} = 1,06$$

As seen the mode of segregation in this cross is typical of a synthetic cross. It should be noticed, however, that the synthesis does not originate through the coming together of a fundamental colour factor and the blue colour factors. This combination is realized already in the tinged blue parent plant. It is the meeting of the fundamental factor with the intensity factor  $F$  that makes the synthesis.

45 blue, 8 tinged blue and 5 white  $F_2$ -plants have been examined as to seed colour; all the blue and the tinged blue had earth-brown seeds, and all the whites had white seeds.

#### Cross 6 (tables 16—17).

Violet flower colour, earth-brown seeds  $\times$  white flowers and seeds.

$RrbbVVFF$

$rrBBVVFF$

$F_1$  had blue flowers and earth-brown seeds. In  $F_2$  we expect, according to the theory, the ratios 9 : 3 : 4. We find:

27 blue : 16 violet : 8 white (table 16)

$$\begin{array}{l} \text{expected: } 28,09 \quad 9,56 \quad 12,75 \\ \text{D/M } \frac{1,69}{3,54} = 0,48 \quad \frac{6,44}{2,79} = 2,31 \quad \frac{4,75}{3,09} = 1,53 \end{array}$$

The number of individuals in the whites and in the violets seems to indicate quite other ratios than 9 : 3 : 4. The results obtained in  $F_3$  show, however, that this ratio must be correct, and that the abnormal number in  $F_2$  is a case of an unusual great deviation, although within the range allowed by the theory. From blue parent plants partly di-hybrids have been obtained showing the following numerical relation:

216 blue : 76 violet : 92 white (table 17)

$$\begin{array}{l} \text{expected: } 216 \quad 72 \quad 96 \\ \text{D/M } 0 \quad \frac{4}{7,65} = 0,52 \quad \frac{4}{8,49} = 0,47 \end{array}$$

partly mono-hybrids with the following numerical relations:

135 blue : 50 violet

$$\text{expected: } 138,75 \quad 46,25 \quad \text{D/M } \frac{3,75}{5,90} = 0,64$$

169 blue : 43 white

$$\text{expected: } 159 \quad 53 \quad \text{D/M } \frac{10,0}{6,30} = 1,59.$$

No constant blue families have been found, however. This is probably due to the small number of families. 13 families from blue mother plants, distributed in the following classes have been followed:

0, constant blue : 5 9:3:4-segregates : 4 blue and violet : 4 blue and white

$$\text{expected: } 1,44 \quad 5,74 \quad 2,89 \quad 2,89$$

3 constant violets and 5 3:1-segregating families have been obtained from violet plants. The proportion expected is 2,67 : 5,33 and the total number of individuals in the segregating families was:

242 violet : 93 white

$$\text{expected: } 251,25 \quad 83,75 \quad \text{D/M } \frac{9,25}{7,93} = 1,17$$

One white plant gave a constant white progeny.

The seed colour in the  $F_2$ -plants has been examined in 26 blue plants, 14 violets and 6 whites. The colour of the seeds in the blue



plants was earth-brown, in the violets rust-brown and in the whites white.

*Cross 7 (tables 18—19).*

Bluish red flower colour, earth-brown seeds (*RRBBvvFF*)  $\times$  white flowers and seeds (*rrBBVVFF*).

$F_1$  gave blue flowers and earth-brown seeds

$F_2$  41 blue : 15 bluish red : 17 white (table 18)

expected: 41,06 13,69 18,25

$$D/M \quad \frac{0,06}{4,24} = 0,01 \quad \frac{1,31}{3,34} = 0,39 \quad \frac{1,25}{3,70} = 0,34$$

The numerical relations are good also in the  $F_3$ -generation:

$F_3$  100 blue : 30 bluish red : 42 white (table 19)

expected: 96,75 32,25 43

$$D/M \quad \frac{3,25}{6,51} = 0,50 \quad \frac{2,25}{5,12} = 0,44 \quad \frac{1,00}{5,68} = 0,18$$

The mono-hybrid  $F_3$ -numbers are satisfactory even if not quite as good as the above; they are:

33 blue : 14 bluish red

expected: 35,25 11,75  $D/M = \frac{2,25}{3} = 0,75$

47 blue : 24 white

expected: 53,25 17,75  $D/M = \frac{6,25}{3,65} = 1,71$

33 bluish red : 7 white

expected: 30 10  $D/M = \frac{3}{3,22} = 0,93$

Blue coloured  $F_2$ -plants have given the following  $F_3$ -families:

2 constant blue : 5 9:3:4-segregates : 2 blue and bluish red : 2 blue and white

expected: 1,22 4,88 2,44 2,44

5 bluish red  $F_2$ -plants gave 4 constant bluish red and one 3:1-segregating family. The numbers to be expected are 1,66 constant and 3,34 segregating families. The class distribution in  $F_3$  shows, as seen, very poor correspondence with the expectation; the inversion of the values would give almost the ideal relations. The possibility of such an inversion is not improbable when the small numbers of families are considered. 7 white flowering plants gave as many constant white families.

As to the seed colour the above mentioned whites and their progeny had all white seeds, the rest of the  $F_2$ -plants examined with regard to seed colour, 25 in all, had earth-brown seeds. 20 of these were blue coloured, the other 5 tinged blue.

The di-hybrid crosses just discussed, where *one* of the parents has been white follow the hypothesis exactly, and the results of the segregations are quite satisfactory. The group of di-hybrid crosses where both parents have been coloured, although not blue coloured, has now to be discussed (crosses 8, 9 and 10).

*Cross 8 (tables 20—21).*

Tinged blue flowers, earth-brown seeds ( $RRBBVVff$ )  $\times$  violet flowers, rust-brown seeds ( $RRbbVVFF$ ).

$F_1$  slightly diluted blue, earth-brown seeds.

$F_2$  should segregate in blue, violet, tinged blue and tinged violet in the ratios 9:3:3:1, according to the hypothesis. The result was:

470 blue : 241 violet : 255 tinged blue (table 20).

Thus the expected mode of segregation has not been realized. A double recessive of the violet tinged type is lacking; mere chance is excluded on account of the great number of individuals. About 60 plants of this type are to be expected; however, since none has been obtained, a deviation 8 times the standard error has to be assumed, a deviation so large as to lie far beyond the allowed range. It could be argued, perhaps, that the absence of the  $F$ -factor did not influence the violet colour. This seems very improbable, as the number of the blue and tinged blue groups is abnormal, the former is too small, the latter too large to account for the ratios 9 blue : 3 tinged blue : 4 violet to be expected in such a case; the results obtained in  $F_3$  also invalidate this argumentation. If valid, mono-hybrid families together with di-hybrids should be obtained from blue coloured  $F_2$ -plants, and mono-hybrid families in addition to the constant families should originate from tinged blue parent plants. This is not the case, however. The numerical relations showing the best correspondence with the numbers found are 2 blue : 1 violet : 1 tinged blue giving when applied to the number of individuals in question:

$$483 \text{ blue} : 241,5 \text{ violet} : 241,5 \text{ tinged blue}$$

$$D/M \quad \frac{13}{15,5} = 0,84 \quad \frac{0,5}{13,5} = 0,04 \quad \frac{13,5}{13,5} = 1,0$$

$F_3$  repeats this di-hybrid segregation with:

$$\begin{array}{l} 1160 \text{ blue} : 586 \text{ violet} : 605 \text{ tinged blue} \\ \text{expect: } 1175,_{50} \quad 587,_{75} \quad 587,_{75} \\ D/M \quad \frac{15,_{50}}{24,_{2}} = 0,_{64} \quad \frac{1,_{75}}{21} = 0,_{08} \quad \frac{17,_{25}}{21} = 0,_{77} \end{array}$$

There are additional deviations from normal segregation to note. Constant blue flowered families, as well as 3:1-segregating families from blue parent plants, are wholly absent. All families from such parent plants give the di-hybrid type of segregation in the ratios 1:2:1. All families from violet and tinged blue parent plants are, furthermore, constant and do not show any segregation. All these deviations in the proportions of the families and of the phenotypes are characteristic of an absolute or close linkage.

It is dilution and the violet colour which, phenotypically seen, never or rarely enter into combination. Genotypically it is explained by assuming a repulsion between the factors  $B$  and  $F$ ; the phenotypical correlation between violet and fully developed colour should, in other words, depend on the closeness between the factors representing bluish red and full colour according to the chromosome-theory. This depends of course on the construction of the factorial scheme. The violet colour caused by the factor  $V$  appears only when the  $B$ -factor has been excluded, and vice versa. Consequently, this inverse proportionality between the phenotypical manifestation and the genotypical mode of characterization will be found in all the following crosses, where linkage occurs. This would have been avoided had the CASTLE-MORGAN method of factor denotation been adopted (cp. MORGAN 1915, pag. 253). The genetical formulae would have been constructed in the following way: Blue = wild type; bluish red is caused by mutation of the  $B$ -factor, denoted  $b$ ; we denote further violet colour by  $v$  instead of  $bV$ , and pure red by  $bv$  und not by  $bvR$ ; tinged colour is caused by the absence of  $F$  ( $=f$ ) as before. The repulsion in cross 8 would then be caused by the close linkage between the factors  $f$  and  $v$ . The fact that our case corresponds in colours and in the mode of segregation with analyses previously made favoured, however, the adoption of the traditional factor denotation.

The degree of linkage can not be determined, as no recessives appear. It may be absolute, but partial linkage of a relatively high degree is also conceivable. The results obtained allow but an approximate estimate of the minimal value of its strength. The total number of individuals of the di-hybrid segregation in  $F_2$  and  $F_3$  is 3317.



Assuming a relative frequency between recombined gametes and non-recombined ones (the former category not yet found in this case) of 1 : 10 : 10 : 1 ( $BF : Bf : bF : bf$ ) a number of 6,85 double recessives would originate, and the probability of their non-appearance is about 1 : 1000. Thus it is very improbable that the non-recombined gametes are less than 10 times the recombined ones. They are rather much more numerous. This belief is strengthened when the numerical relations of the  $F_3$ -families are considered.

The  $F_3$ -method for determining gametic ratios will be further treated in the following, where a case of partial linkage is discussed (pag. 323). As it is shown here the gametic ratio may be determined by the proportions between  $F_3$ -families of two different groups belonging to different types of segregation.

A number of 60 segregating families of repulsion type, 22 constant violets and 44 constant tinged blue have been obtained in the present cross. They all belong to *one* of the family-groups just mentioned, the other group, where the families segregating in the ratios 3 : 1 form the bulk, is altogether absent. As in the » $F_2$ -analysis» the minimal value of the strength of the linkage may thus be determined and it is found that the  $F_3$ -method gives much better result. The minimum ratio 1 : 10 just calculated is, according to the  $F_3$ -analysis, out of question; the ratio 1 : 36 may be assumed with just the same probability to be the minimum. The gametic representation would necessitate 7 families out of the 126 grown belonging to the absent group, and the probability that all these are excluded is about 1 : 1000. It is therefore rather safe to assume a higher frequency of the non-recombined gametes. The probability of the exclusion of the said families is about 1 : 25 at a gametic frequency of 1 : 100; the probability of their exclusion and their presence are equal first at a gametic frequency of 1 : 300, when the total number of families is 126. These calculations show clearly the advantage of using the  $F_3$ -method in cases of repulsion. It has been found to give much greater precision than the analysis of the  $F_2$ , even when the number of the families has been relatively small. It is clear that the present case is a case of close linkage, and it is of great interest to continue the cross.

The result of the examination of the seed colour in this cross gave: 40 violets with rust-brown seeds, 87 blue and 59 tinged blue with earth-brown seeds.

## Cross 9 (tables 22—24).

Bluish red flowers, earth-brown seeds (*RRBBvvFF*)  $\times$  Violet flowers, rust-brown seeds (*RRbbVVFF*).

$F_1$  Blue flowers, earth-brown seeds.

The deviations from expectation in  $F_2$  are great also in this cross. All the expected phenotypes are present, it is true, and pure red is obtained for the first time, but the ratio 9 : 3 : 3 : 1 is greatly deformed. It is clear that the deviation is due to disturbances in the gametic representation in the shape of repulsion. It should be mentioned that

TABLE 1.

Reference number	Generation	Frequency of phenotypes				Total	Ass. coeff. of observed phenotypic ratio	Standard error M	Ass. coeff. of calcul. phenotypic ratio	Gametic ratio	Crossover percentage
		BV	bV	Bv	bv						
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Repulsion.</i>											
1	$F_2$	556	269	226	15	1066	0.7587	$\pm 0.0587$	0.7567	1:3.1:3.1:1	24.4
2	$F_3$	1142	540	542	20	2244	0.8290	$\pm 0.0153$	0.8305	1:3.9:3.9:1	20.4
3	$F_4$	9	8	3	0	20	—	—	—	—	—
4	$F_2 + F_3 + F_4$	1707	817	771	35	3330	0.8248	$\pm 0.0285$	0.8233	1:3.8:3.8:1	20.8
<i>Coupling.</i>											
5	$F_3$	241	28	30	62	361	0.8935	$\pm 0.0301$	0.8935	4.7:1:1:4.7	17.6
6	$F_4$	204	28	32	33	297	0.7651	$\pm 0.0663$	0.7656	3:1:1:3	25.0
7	$F_3 + F_4$	445	56	62	95	658	0.8482	$\pm 0.0303$	0.8510	3.9:1:1:3.9	20.4

there is a remarkably great number of recessives in the family 597—18 (table 22), and the segregation agrees with the proportions 9 : 3 : 3 : 1. The number of individuals, however, is not large enough to substantiate the view that the type of segregation differs from the type characteristic of the rest of the families, and this is not either to be expected. Unfortunately no seed could be obtained from this family, and therefore no  $F_3$ -generation could be raised.

From the result of the segregation it is seen at once that the gametic frequency is about 1 : 3 or 1 : 4. In order to arrive at an accurate determination of the ratio the method of COLLINS and BRIDGES (COLLINS 1912, BRIDGES 1914) was adopted. The association coefficient (YULE's ass.) of the segregating ratios obtained has thus been calcula-

ted (col. 6, table 1) and compared with a series of ass. coefficients of several ideal phenotypical ratios belonging to various gametic ratios. The results are put together in table 1 (pag. 317).

The accuracy of the values obtained in this or similar ways, as EMERSON (1916) has pointed out, depends greatly on the question whether or not the proportions between certain groups of the zygotic distribution series meet the demands which have to be raised (apart from the characteristic distribution at the gametic frequency in question). The characteristic feature of di-hybrid segregation values with 9 : 3 : 3 : 1 as ground-type, whether free combination or linkage of the coupling or repulsion type are exhibited, is the equality of the middle groups ( $Bv = bV$ , or  $\frac{Bv + bV}{2}$ ). The first group,  $BV$ , must be

three times the last one when the sum of the middle groups ( $Bv + bV$ ) is subtracted from the first group. That is,  $BV - (Bv + bV) = 3\ bv$ ,

or  $\frac{BV - (Bv + bV)}{3} = bv$ . These points are demonstrated in the

scheme, pag. 320. If different linkage values are obtained for the same characters the accuracy of the different values should be controlled from this point of view. Such a control of the values in this cross shows that in two cases remarkable deviations from expectation have resulted, viz. in the case of number 1 of the  $F_2$ , table 1, and in ref. number 6 in  $F_4$  in coupling. In the first case the difference between the middle groups is rather great. It is seen, however, that this deviation is of no importance as the value of the association coefficient, calculated with the middle groups reduced to half of the sum of values actually obtained, changes in so small a degree that it still shows the best correspondence with the gametic ratio 1 : 3,1. Thus the deviation from other calculations showed by this ratio does not depend on the difference in the values of the middle groups.

In the second example, viz. the coupling in  $F_4$  (ref. number 6), the last group,  $bv$ , is found to be too small in relation to  $BV - (Bv + bV)$ . The values obtained are 33 and 144 respectively. The ideal ratio would be 44,25 : 132,75, consequently a deficit of more than 11 recessives. If the association coefficient is calculated on the ideal ratio just mentioned the gametic frequency becomes 3,3 : 1 instead of 3 : 1, and the linkage value becomes 23,3 instead of 25. It is therefore to be concluded from the mere disproportion between the first and the last groups that the result with regard to the coupling in  $F_4$  (ref. number 6) is doubtful.



TABLE 2.

*Ass. coeff. of the phenotypic ratios corresponding to various gametic ratios.*

Gametic ratio	Coupling	Repulsion
1,5 : 1	0,3494	0,3425
2,0 : 1	0,5575	0,5422
2,5 : 1	0,6845	0,6646
3,0 : 1	0,7656	0,7445
3,5 : 1	0,8198	0,7986
4,0 : 1	0,8575	0,8373
4,5 : 1	0,8847	0,8659
5,0 : 1	0,9049	0,8875
5,5 : 1	0,9114	0,9043

The linkage values obtained may be further tested with the help of the standard error of the ass. coeff. determined according to YULE (1900) and listed in table 1, col. 7, and with the help of the table of the association coefficients for a series of gametic ratios (table 2). Both coupling and repulsion values answering to about 3 : 1 and 1 : 3 respectively are obtained if the threefold standard error is subtracted from the association coefficient of the observed values. This value marks the lower limit, and it is very improbable that the numerical values correspond to a gametic ratio lower than this. The corresponding upper limit lies higher. The ass. coeff. of repulsion reaches a value differing from the ass. coeff. by three times the standard error first at the gametic ratio 1 : 5,5, and the limit lies still higher in question of coupling values. When the simple standard error is used, the corresponding limits are 1 : 3,5 and 1 : 4,3.

Thus it is seen that the standard errors allow great fluctuations of the linkage values, and the reliance of these may be questioned. It is very significant, however, that the gametic ratios of the coupling and the repulsion values show such a close correspondence, in the former case  $n=3,9$ , in the latter  $n=3,8$ . It is very improbable, indeed, that the two different cases should give extreme deviations from a common middle value in the same direction in both cases. The allowed range of fluctuation diminishes greatly in such cases, and the linkage values obtained from the numerical relations of the different phenotypes, therefore, must be considered more reliable than is indicated in the above control.

The gametic ratio may be determined in still another way. Technical difficulties in raising a sufficient number of individuals in the back crosses render this method impossible in the case of *Lupinus angustifolius*. The gametic ratio may be calculated directly from the proportions between the families of certain segregating types in  $F_2$ , and the result of the  $F_2$ -analysis may be checked with the help of these proportion values. The linkage values have been determined in certain cases in this way by MÜLLER (1916) in *Drosophila*.

	AB	Ab	aB	ab		AB	Ab	aB	ab
	1	n	n	1		n	1	1	n
AB	1	n	n	1	AB	$n^2$	n	n	$n^2$
Ab	n	$n^2$	$n^2$	n	Ab	n	1	1	n
aB	n	$n^2$	$n^2$	n	aB	n	1	1	n
ab	1	n	n	1	ab	$n^2$	n	n	$n^2$
	a					b			

Fig. 2.

By the usual checker scheme it is easy to demonstrate that in cases of repulsion (fig. 2 a) the relation between the number of families in the centre and in the middle parts of the periphery is a simple and constant function of the gametic ratio. The repulsion segregates and the constant simplex recessives belong to the centre — their number is  $4n^2$  — the families of different types segregating in 3:1,  $8n$  in number, belong to the middle parts of the periphery. Thus the relation between these two groups is  $\frac{4n^2}{8n} = \frac{n}{2}$ . The corner-families of the periphery do not need to be considered, partly because of the easy task to recognize them in the  $F_2$ -analysis and to exclude them from the calculations, partly because of the small number of these families which makes possible their neglecting especially in cases of close linkage, that is when  $n$  attains large values.

The same results are arrived at in cases of coupling with regard to families occupying other places in the quadrate (fig. 2 b). Here it is the families in the centre which may be omitted. The corner-families give the numerator  $4n^2$ , while the denominator,  $8n$ , is still the characteristic value of the middle parts of the periphery. Thus in cases of

coupling the corners and the middle parts of the periphery are compared, and the relation between these groups is  $\frac{n}{2}$  as said before. Other combinations, naturally, may be made within the  $F_3$ -families in order to determine the relative gametic ratio, but this is the most suitable partly because of its simplicity, partly because of the fact that only the largest groups are used, which insure the most reliable results. Furthermore, the method makes use of families resulting from coupling as well as from repulsion at the same time. A summary of the

TABLE 3.

*List of the number of families of different segregating types in  $F_3$  and  $F_4$  from cross 9.*

Type of segreg. in parent fam.	Colour of parent plant	Kinds of phenotypes in the families	Types of repulsion ratios	$4n^2$	$8n$	other groups
Repul- sion	Blue	Blue .....	Constant	—	—	1
	»	Blue + violet + bl. red + pure red	Coupling	—	—	6
	»	»        »        »        »	Repulsion	43	—	—
	»	Blue + violet .....	3 : 1	—	18	—
	»	» + bluish red .....	3 : 1	—	19	—
	Violet	Violet .....	Constant	28	—	—
	»	Violet + pure red .....	3 : 1	—	18	—
	Bluish red	Bluish red .....	Constant	32	—	—
	»	Bluish red + pure red .....	3 : 1	—	13	—
	Pure red	Pure red .....	Constant	—	—	2
		Total		103	68	9
Coup- ling	Blue	Blue .....	Constant	6	—	—
	»	Blue + violet + bl. red + pure red	Coupling	9	—	—
	»	»        »        »        »	Repulsion	—	—	1
	»	Blue + violet .....	3 : 1	—	4	—
	»	Blue + bluish red .....	3 : 1	—	2	—
	Violet	Violet .....	Constant	—	—	1
	»	Violet + pure red .....	3 : 1	—	1	—
	Bluish red	Bluish red .....	Constant	—	—	4
	»	Bluish red + pure red .....	3 : 1	—	1	—
	Pure red	Pure red .....	Constant	5 <sup>1</sup>	—	—
		Total		20	8	8
		General total		123	77	—

<sup>1</sup> Fictitious value =  $\frac{\text{constant} + \text{coupling}}{3} = \frac{6 + 9}{3}$  (see text)



families belonging to different segregating types ( $F_3$  and  $F_4$ ) of cross 9 is given in table 3. Column 1 tabulates the families, which in the case of repulsion on the part of the parent families occupy the centre of the quadrate, and those which in cases of coupling occupy the corners. Thus all the families forming the denominator are tabulated in this column. Column 2 tabulates the families segregating in the ratio 3 : 1, that is the numerator. For sake of completeness the rest of the families is put together in col. 3, which is not used, however, when the linkage values are calculated. The total of the first col. is 123 families, the second is 76, and the result is the following equation:

$$\frac{n}{2} = \frac{123}{76}; n = 3.2$$

The standard error of the proportions 123 : 76 is  $\pm 4.85$ . This figure, simple or taken three times, added or subtracted, gives rise to displacements in the proportions of the families and corresponding changes in the gametic ratios as seen in the following:

$$\begin{array}{l} 1M \left\{ \begin{array}{ll} 127,85 : 71,15 & \text{corresponding to } n = 3,6 \\ 118,15 : 80,55 & \text{» » } n = 2,9 \end{array} \right. \\ 3M \left\{ \begin{array}{ll} 137,55 : 61,45 & \text{» » } n = 4,5 \\ 108,45 : 90,55 & \text{» » } n = 2,4 \end{array} \right. \end{array}$$

It should be stated that with regard to the constant pure red families showing coupling a fictitious value of their number has been used for the following reason. As the number of the pure red plants had been determined already in  $F_2$ , and as it further appeared certain that all should show constancy in  $F_3$ , no need of raising  $F_3$ -families from them was present. In order to be able to use the formula, however, a value representing one third of the number of the corner-families left has been used, in this case 5, which stands in about the same relation to the sum of the rest of the families as the pure reds to the sum of the rest of the phenotypes in  $F_2$  of the parent family no. 92—19. This procedure should be followed generally, partly because of the avoidance of an unconscious selection in the taking out of the parent plants, which this procedure makes possible, partly because of the nullification of an eventual poor vitality of the double recessives.

The degree of the repulsion of this cross has been found to be 1 : 3.8 by means of the  $F_2$ -method, and the  $F_3$ -method gives the result

1:3,2. This must be considered a good correspondence in view of the standard error calculations. The value of  $n$  lies probably between 3 and 4 corresponding to the crossover percentage 25—20. On account of the numerical relations of the  $F_3$ -generation and the relatively good correspondence between the results of the coupling segregation as well as of the repulsion segregation it must be concluded that the value of  $n$  in all probability lies close to 3,5, which value corresponds to the crossover percentage 22,2.

The use of back crosses in the determination of the gametic ratio in *Lupinus angustifolius* is for many reasons technically difficult, as said before. The number of seeds in each pod is very limited, so a very great number of crosses had to be made to obtain sufficient quantities of seed. Numerous pollinations, in addition, do not succeed. At best, seeds from 4—5 flowers only are obtained, from each plant.

It may be of some interest to make a comparison between the precision and the practical advantages of the  $F_2$ - and  $F_3$ -methods, as similar conditions prevail in other genera, which have furnished important data with regard to linkage, as *Lathyrus*, *Triticum*, *Hordeum*. The  $F_3$ -method follows a more direct course, and the results would seem to be more reliable for this reason. This is particularly true in cases of repulsion, where the group of double recessives always is relatively small and consequently oftentimes doubtful. The association coefficient becomes uncertain in a corresponding degree. A fluctuation involving one or a few individuals may influence the ass. coeff. and displace the results considerably. The  $F_3$ -method offers great advantage in this respect as no attention need to be paid to the frequency of the numerically small groups. The advantage of this method is most clearly seen in cases where the number of the individuals in the recessive groups is decreased through poor vitality. MULLER made use of the  $F_3$ -method in *Drosophila* (1916, p. 354) in order to escape these difficulties. The advantage of the  $F_3$ -method is less obvious in the cross 9, just discussed, as the linkage here is relatively loose. It is better seen in cross 8 where close linkage is present, as already stated (pag. 316).

Although the  $F_3$ -method certainly is to be preferred, especially in case of a segregation of repulsion type, great practical difficulties may be encountered in the raising of a sufficient number of families necessitating much work and expense. It may therefore be of some interest to mention a short cut in the use of the  $F_3$ -method, which I intend

to employ in the future in *Lupinus*. It is labour-saving, and an analysis comprehensively enough may be made easier.

The difficulties in the raising of a sufficient number of  $F_3$ -families are remarkably reduced if the number of individuals in each family is intentionally decreased to a minimum. The question is to distinguish between the families segregating in the ratio 3 : 1 on the one hand, and the constant and the di-hybrids of different kinds on the other. A number of 32 individuals at the most in each family is required to make a sure discrimination — provided that the recessives are fully vital. The probability that a heterozygous plant shall give 32 dominants in succession is as 1 : 10000. Thus even if an analysis is made comprising up to 10000 families probably only one family would be found to be erroneously grouped. Such a wrong grouping is of no account, however, as the rarer family-group has occurred often, even in cases of close linkage. There is no need of so great a precision in the case of low or moderately high linkage values. If the number of individuals in the  $F_3$ -families are 24 throughout, one in 1000 families may be considered wrongly grouped. This precision may often be considered sufficiently accurate; indeed, a number of 20 individuals in each family will be sufficient in certain cases. The number of plants in each family may thus be limited to 20—32 according to conditions.

An  $F_3$ -analysis of such a great number of families may mean too great a work to many, even if the task has been made easier through the limitations proposed above. However, the number of the individuals may be still lowered in the following way. The sowing and the investigation of each family take place in different sets; only a few seeds of each family are sown the first time, for instance 4, the second portion may include another set of 4 seeds, and the rest, up to a maximum of 32 for instance, is sown the third time (if not a fourth set is tried). Families at once classed with certain segregating types — different in coupling and in repulsion — already at the first sowing do not need to be repeated in the sowings made later. The last sowing includes then mainly *one* of the two groups of segregating types together with a small number of segregates belonging to the other group, which by a chance failed to expose its place in the first sowings made. The extent of the work depends apparently on the number of families left for the last sowings. Much labour-saving may therefore be made if the parent plants of the  $F_3$ -families are selected in the appropriate way. From the checker scheme, fig. 2 a, it is at once seen that it is inexpedient to use simplex recessive  $F_2$ -



plants as parent plants in the case of repulsion. The majority of these are constants — the greater the repulsion, the greater their number — and the main part of the families from these plants would be left for the last sowing. Thus the simplex recessives should be excluded as parent plants in the case of repulsion; these should instead be taken from the duplex dominant group. The last sowing will then include only the 3:1-segregates, now in minority, together with the very few constant duplex dominants, and the di-hybrids, which have not yet shown their di-hybrid character. In the case of coupling, on the other hand, only the simplex recessive  $F_2$ -plants are selected; the experiment gets freed from the constant double dominants as well as from the families passing into repulsion. The total number of the individuals necessary in  $F_2$  may be limited considerably in this way. Although seemingly paradoxical the statement holds true that the greater the coupling the easier the work, due to the fewness of the groups necessary in the last sowing.

The advantage of this procedure may be readily demonstrated by the following example. We assume that the gametic ratio in a case of repulsion, otherwise identical with cross 9, is 1 : 30 : 30 : 1. We assume, further, that  $F_2$  segregates in 1000 blue, 500 violet and 500 bluish red for instance. The gametic ratio, then, is not to be found from the numerical relations in  $F_2$ ; the  $F_3$ -analysis becomes necessary. As the fixing of the gametic ratio becomes surer the greater the number of families, 480 families for instance are raised. The following total number of plants has to be raised in the case of such an analysis. As it is a case of repulsion only blue individuals are used as parent plants. The constant blue group from the upper left corner of the periphery of the scheme and the groups passing into coupling, which groups in all represent the expectation  $\frac{3}{4}$  family in a total of 480 families, are ignored. The families from the middle groups of the periphery, segregating in the ratio 3 : 1, have naturally to be included in the last sowing. Their number should be 30. The total number of individuals to be raised becomes 960, as 32 seeds from each of these 30 parent plants have to be sown successively. A number of 450 di-hybrid families, segregating 1 : 2 : 1, has further to be expected. The first sowing of these will then include 1800 plants in all. According to probability 43 % of these families will show their di-hybrid character, while 57 % have to be sown again. This makes 256 families and 1024 plants. When the result is combined with the numerical relations obtained in the first sowing 65 % of these 256 families are found to



and Graminae, which are at the same time among the best studied with regard to genetics. Of course, the method has less value in many cases, as for instance in coupling between homomeric factors, in case of poor vitality on the part of recessives, in the event of a marked decrease in the germination power of the seeds when stored for sowings in successive years. It is capable of doing good service, however, when discriminatively used.

The result of the observations as to the seed colour in cross 9 remains to be stated. All isolated plants in  $F_2$  and  $F_3$  have been examined with regard to this point, and the colour of the flower has been noted at the same time. All blue and bluish red plants, amounting to 179 and 67 respectively, had earth-brown seeds, and all violet and pure red plants, amounting to 68 and 2 respectively, had rust-brown seeds. This agrees with the assumption that the rust-brown seed colour depends on the same factor as the pure red flower colour (factor  $R$ ), and that the addition of the factor for violet colour ( $V$ ) does not influence this seed colour, which remains rust-brown even when the flower colour passes into violet. It also agrees with the assumption that the earth-brown seed colour is caused by the  $B$ -factor when the fundamental factor  $R$  is present at the same time, while it is quite independent of the presence or absence of the  $V$ -factor. The assumed correlation between the seed colour and the flower colour is further strengthened by the fact that all families, constant with regard to pure red flowers in  $F_3$  and  $F_4$ , also showed constancy with regard to rust-brown seed colour. The constant violets and the families segregating in violets and pure reds were also constant as to the rust-brown seed colour. Only a small number of families, however, were examined in this respect. In addition numerous cases have been investigated although not listed, and the correlation in question has been found to hold true in every case.

*Cross 10 (tables 25—26).*

Bluish red ( $RRBBvvFF$ )  $\times$  tinged blue flower colour ( $RRBBVVff$ ):  
no difference in seed colour.

$F_1$  was slightly diluted blue.

$F_2$  gave the following result:

	77 blue	:	32 ting. blue	:	41 bluish red	:	6 ting. red
expected							
acc. to 9:3:3:1	87,75		29,25		29,25		9,75
D/M	10,75/6,2 = 1,73		2,75/5,4 = 0,5		11,75/5,4 = 2,18		3,75/3 = 1,25



The result is quite normal with regard to the appearance of expected phenotypes as, contrary to the results obtained in cross 8, a dilution type of the fully coloured parent type (bluish red) originates. The numerical relations, however, do not agree well with the ratio 9 : 3 : 3 : 1. The discordance is still greater in  $F_3$ , which gives the following di-hybrid segregation numbers.

	277 blue	:	121 ting. blue	:	102 bl. red	:	7 ting. red
expected							
acc. to 9:3:3:1	285,3		95,1		95,1		31,7
D/M	8,3/11,2 = 0,74		25,9/8,8 = 2,94		6,9/8,8 = 0,78		24,7/5,5 = 4,49

The deficit in the tinged red group is remarkably great, and the deviation does not lie within the allowed range. The deviations become more appreciated when the di-hybrid segregations in  $F_2$  and  $F_3$  are summed up:

	354 blue	:	153 ting. blue	:	143 bl. red	:	13 ting. red
expected							
acc. to 9:3:3:1	372,9		124,3		124,3		41,4
D/M	18,9/12,8 = 1,48		28,7/10,0 = 2,87		18,7/10,0 = 1,87		28,4/6,1 = 4,66

There is a deficit in the blue and the tinged red groups, while there are too many in the tinged blue and in the bluish red groups. It is, therefore, very probable that we here have another case of repulsion, even if an ordinary di-hybrid Mendelian segregation with irregular segregation numbers would explain the matter. The great deficit in the recessives should then be traced back to poor vitality, although nothing else favours this assumption. Unfortunately, the analysis has not been carried out on a scale sufficient to guarantee a definite decision. The relatively small number of  $F_3$ -families due to diseases, which happened to damage the  $F_2$ -plots of this cross more than other plots, is particularly to be deplored. Otherwise the question could have been easily settled especially through the occurrence of families showing segregation characteristic of »coupling». It is true, one family has probably to be referred to this type, viz. no. 287—19, but the small number of individuals precludes a decision. The results of the segregation are by no means conclusive but some of the facts agree well with the assumption of the existence of repulsion in this cross, and this is further strengthened by the fact that each of the factors in question are coupled with a third to be discussed in the following.

The degree of the linkage is seen from table 4. A scrutiny of the reliability of these figures — in view of the relation between the

TABLE 4.

Reference number	Generation	Frequency of phenotypes					Ass. coeff. of observed phenotypic ratio	Standard error M	Ass. coeff. of calcul. phenotypic ratio	Gametic ratio	Percentage of crossingover
		VF	vF	Vf	vf	Total					
Repulsion.											
1	$F_2$	77	32	41	6	156	0,4792	0,1878	0,4752	1 : 1,8	35,7
2	$F_3$	249	119	96	5	462	0,8034	0,0837	0,8074	1 : 3,6	21,7
3	$F_2 + F_3$	326	151	137	11	625	0,7046	0,0827	0,7003	1 : 2,7	27,0
Coupling.											
4	$F_3$	28	2	6	2	38	0,6470	0,3188	0,6407	2,3 : 1	33,3

zygotic groups to be expected in case of di-hybrid numbers in general, according to the facts stated on pag. 318 — at once shows that the numerical relations of nos. 1, 2 and 4 are very doubtful. The inner groups are rather unequal in all three cases, and the proportions between the outer terms are also irregular. The relations between  $VF - (vF + Vf)$  and  $vf$  are listed in the following and compared to the relations to be expected at the numbers secured by the summing up of these two quantities.

1.  $4:6 = 10$  expected  $7,5:2,5$
2.  $34:5 = 39$  »  $29,25:9,75$
4.  $20:2 = 22$  »  $16,5:5,5$

The irregularities of the repulsion values in  $F_2$  and  $F_3$  become smoothed out when summed up, and the numerical relations (ref. no. 3) representing the sum of the repulsion values of both generations agree rather satisfactory with the general values just listed. The gametic ratio obtained from the summed up values is 1:2,7. The standard error of the association coefficient of the observed values in ref. no. 3 is 0,0826, which indicates a fluctuation of the gametic ratio between 1:2,3 and 1:3,4, or — if the threefold standard error is used — between 1:1,8 and 1:8. The uncertainty is thus seen to be very great. The deviations obtained between the different values of the gametic ratio lie within the allowed range.

The determination of the gametic ratio according to the  $F_3$ -method gives the following result. The number of families of different segregating types are listed in table 5; they are grouped in the same way

TABLE 5.  
List of the number of families of different segregation  
types in  $F_3$  from cross 10.

Colour of parent plant	Kinds of phenotypes in the families	Type of segregation	$4n^2$	$8n$	other groups
	<i>Repulsion.</i>				
Blue	Blue .....	Constant	—	—	2
»	Blue + bluish red + ting. blue + l. red	Coupling	—	—	1
»	»        »        »        »	Repulsion	10	—	—
»	» + tinged blue .....	3:1	—	1	—
»	» + bluish red .....	3:1	—	4	—
Tinged blue	Tinged blue .....	Constant	2	—	—
»	» + tinged red .....	3:1	—	2	—
Bluish red	Bluish red .....	Constant	2	—	—
»	» + tinged red .....	3:1	—	1	—
Tinged red	Tinged red .....	Constant	—	—	1
			14	8	4

as in the previous cross. The equation in this case is found to be  $\frac{14}{8} = \frac{n}{2}$ ; thus  $n = 3.5$  corresponding to c. o. % 22.2. It is doubtful whether the results of the  $F_2$ -method or of the  $F_3$ -method shall be taken as decisive, as the number of  $F_3$ -families is rather small, as said before.

### DISCUSSION OF THE FACTORIAL SCHEME.

The factorial scheme has been mentioned in short already on pag. 306; I shall discuss it more fully here. One factor,  $R$ , has been denoted for the anthocyan colour pure red, and two factors,  $B$  and  $V$ , for the transferring of this colour into bluish red and violet respectively: they change further the red ground colour into deep blue when both present.

( $RB$  = Bluish red)

$B$

$R$  Pure red —

—  $RBV$  = Blue

$V$

( $RV$  = Violet)

There is, further, a factor for full flower colour: »diluted» forms originate when this factor is absent.



Cross 9 shows that the meeting of the factors *B* and *V* is necessary if deep blue colour shall result. Bluish red has been crossed here with violet, and  $F_1$  is blue. The one type alone can not have carried the determiners of the blue colour as this colour is dominant over bluish red as well as over violet; these must have been distributed in the both parent types. The assumption of quite other factors than those for bluish red and violet bringing about the synthesis would also explain the matter, and the mere occurrence of a blue coloured  $F_1$ -generation in this cross is no adequate proof. The segregation in  $F_2$  and  $F_3$  would then have been another, however. Bluish red and violet individuals are found in the same number in  $F_2$ , and violets never originate from bluish reds in  $F_3$ , or vice versa. Plants of these colours never carry more than one of the determiners in question; the flower is always blue in the plants carrying both determiners. Thus this colour does not depend on a specific factor; it is on the contrary a compound character genetically, and the factors involved are the ones denoted for bluish red and violet.

The effect of these factors, on the other hand, depends on the factor for pure red or *R*. The *B*-factor induces a faint blue coloration in the red flower, as well as in the brownish red vegetative parts of the pure red type. It is apparently a bluing factor. It is another example of a factor with bluing effect in red flowers so commonly found in widely different genera. An examination of the bluish red flowers seems to show, however, that the red pigment has been transformed into blue pigment only in a limited number of cells. The red ground colour remains unchanged to a great extent, and only certain parts are more or less covered with a blue tinge. The bluish red colour, then, is not a specific colour but a combination of blue and red. It seems questionable only for this reason if it is to be compared with the purple colour in *Lathyrus*, for instance, a parallel which lies close at hand. The blue coloration spreads more diffusely in the flower with age, and the similarity with purple colour becomes greater. That the *B*-factor is a bluing factor is clearly seen in its relation to the seed colour. It has been assumed that the purpose of the *B*-factor with regard to seed colour is to transfer the rust-brown pigment of the pure red type into earth-brown. The examination of immature seeds shows, however, that the effect in fact also here is a blue coloration. Seeds still enclosed in the yellow but not yet dry pods show a red-violet coloration of the coloured parts in the rust-brown type, while the same parts in the earth-brown type are

blue. While the bluing effect of the *B*-factor is rather weak in the flowers, requiring the co-operation of the *V*-factor in order to produce the deep blue colour, no such co-operation is required in the case of the seeds. Blue seed colour is found in bluish red plants as well as in quite blue plants, and the colour has the same intensity in both cases; it is not possible to tell the particular type of flower colour from the colour of the seeds.

The *V*-factor transfers the pure red flowers colour into violet. It is not a question of a mixing in this case, apparently; the ground colour is probably wholly transferred into a new pigment. It is true that a faint tinge of blue is sometimes found also here, but the ground is always violet and not red. The *V*-factor does not influence the seed colour, and the rust-brown colour remains therefore quite unchanged.

It is of great interest to draw a parallel between the flower colours of different species and genera even if the accuracy of such a parallel becomes doubtful for want of chemical investigations. The studies of WILLSTÄTTER in the chemistry of the flower colours have showed a remarkable correspondence in the composition of the pigments in different genera. It appears very probable that the flower colour of *Lupinus*, although not analyzed chemically, presents similarities with numerous genera investigated by WILLSTÄTTER as to the composition of the pigments. The colour scale of *Lupinus* corresponds exactly with the scale found in *Centaurea* and *Delphinium*; the assumption of a correspondence as well in the chemistry of the pigments between *Lupinus* and the latter genera does not seem to be too bold.

The following points of comparison between the genetical scheme found in *Lupinus* and the chemical scheme of WILLSTÄTTER would then be held forth. The *R*-factor in the pure red type would be made responsible for the occurrence of acid cell sap and for the presence of the anthocyanin in the form of a homologue to the oxonium salt, which has been found to form the red pigment in *Centaurea*. The *V*-factor would cause a basic influence on the cell sap neutralizing the acid of the pure red type and liberating the anthocyanin, which now gives violet colour. The *B*-factor would also cause basic effect, as the blue colour found with this factor and caused by a calcium salt with the anthocyanin as a base requires alkaline cell sap. The *B*-factor alone, however, produces alkaline cell sap only in some of the cells of the flower. The result is a blue tinge on red ground, which gives rise to the compound colour bluish red. It seems quite natural

that the deep blue colour is the result of the co-operation of the two factors *B* and *V*, as both factors seem to cause alkalinity and as, further, the effect of the *V*-factor apparently pervades the whole flower. It is, indeed, of great interest that the neutral colour violet genetically is an intermediate between red and blue, between acid and alkaline colour. However, the schematic outline of the hypothesis of WILLSTÄTTER has its limitations; it was found that the red pigment of the rose-coloured form of *Centaurea* was not a cyanin variety, although expected, but a related still different pigment called pelargonin. This shows that the generalization made in the above must be looked upon with reservation.

A genetical analysis of a plant with similar colour scale has not yet been made, so far as I know. Deep blue colour together with violet and red do not occur, as a rule, in the plants more fully investigated in this respect (*Antirrhinum*, *Matthiola*, *Mirabilis*, *Papaver* etc.). In other cases a variety is found to be blue, being in these cases recessive, and not the type (*Lathyrus*, *Phlox*, *Anagallis*). The phenotypic difference between *Lupinus* and the latter genera would answer to the lack on the part of these of one link in the factorial chain of *Lupinus*. Purple in *Lathyrus* would correspond either to bluish red or violet in *Lupinus*, and *Lathyrus* would lack one or the other of the *Lupinus* factors *B* and *V*, which explains the absence of the blue compound form *BV*.

The necessity of assuming a fundamental factor for the appearance of colour on the whole is seen from crosses 6 and 7. White has been crossed in both these crosses with bluish red and violet respectively.  $F_1$  is blue in both cases. With the knowledge of the constitution of the blue colour in mind the white parent plant must be assumed to have had at least one of the complementary factors for blue colour. We have, then, to assume that the white colour was due to the absence of a fundamental factor necessary for the development of bluish red as well as of violet, and thus also of the blue colour. Cross 5, white  $\times$  tinged blue, favours also the idea of such a fundamental factor. However, it is not necessary to explain the blue colour in  $F_1$  in this way. The tinged blue parent has indeed all determiners for blue colour and lacks only the full colour factor, which is introduced, however, by the white parent. It would be possible to assume that the white parent was devoid of all colour factors, and that it showed white colour because of this circumstance and not because of the absence of a fundamental factor only. The segregation in  $F_2$ , however, would then have



turned out differently and brought forth violet as well as bluish red plants. This is not the case. Only blue, tinged blue and white are present, and this shows that the white parent had all determiners for blue colour, while the necessary fundamental factor was absent. It has been assumed that the colour factor for pure red or *R*, which remains when the factors for bluish red and violet have been eliminated, should represent the fundamental factor just discussed. This is in accordance with all the results of the segregations, as pure red is the first link in the colour chain and as no indication of complementary fundamental factors has been obtained so far. The genus *Lupinus* would then form an exception similar to *Pisum*, as the presence of two fundamental factors has been found to be the rule in most genera carefully investigated. The most probable thing is, however, that two fundamental factors are present in these as well as in other genera, although only one has been established because of the use of white lines, where only one of the factors, and always the same, has been present.

That this is so in *Lupinus* becomes very probable when it is remembered that only few lines of the genus have been investigated: my crosses comprise only two white flowered lines. That the same state of things has been found in the classic genus *Pisum* is a fact of greater significance. The diverging genetical constitution may indicate a deviating course of the formation of the colour. It would therefore be of great interest to follow up this side of the matter through an extensive study of white flowered lines of both genera.

The white colour in *Lupinus* shows another peculiarity, which distinguishes it from several other plants. The white forms of *Lupinus ang.* do not represent pure albino forms as is generally the case, in *Lathyrus* and *Antirrhinum* for instance. Certainly, they lack every trace of colour in all vegetative parts just as these, and buds and young flowers are pure white. Indeed, even older flowers may lack colour in certain cases. The flowers become coloured with age as a rule, however, and this coloration is sometimes very marked. Furthermore, the seeds of the white type are generally faint brown marbled with a rust-brown scar at the hilum. The same coloration of the seeds is found in *Pisum*, which also has »ghoast» coloured white seeds. Observations made the last year show that the shade of the colour is not the same in all whites, but varies with the colour factors present in a »latent» state. The outer conditions have apparently greatly favoured the development of the colour this year (unsui-

table weather conditions during the early vegetative season kept the young plants small and poorly developed for a long time). The distinct development of the colour made it easy to notice the difference in  $F_2$  of cross 7 between the whites in the families segregating in blue and white, and the whites in the families segregating bluish red and white. The former were more bluish than the latter. A classification of the different white types coexisting in families of di-hybrid segregation was then tried. 62 white individuals from such families were divided in two groups. In the first group individuals were put having the same colour as the one noted in the families segregating in blue and white; the second group includes whites coloured in the same shade as in families segregating in bluish red and white. The numbers of individuals in these groups were 41 : 21; the expected proportions, according to the ratio 3 : 1, is 46.5 : 15.5. Thus it is clear that the factors  $B$  and  $V$  also determine the colour of the white types.

The question now becomes of interest whether the phenotypical differences between the white types in *Lupinus* and other genera indicate a difference as well in the factorial constitution. It is possible that the modifying factors  $B$  and  $V$  have a colour effect of their own without the co-operation of the fundamental factor. It is also possible that the white type does not represent an albino form but a dilution form, brought into existence by the absence of a full colour factor. These hypotheses are probably both erroneous. The colouration in question certainly does not indicate a diverging factorial constitution; it depends rather on purely physiological peculiarities. The coloration of the white flower belongs probably to the same category of phenomena as the shading of the colour noticeable in the coloured types in *Lupinus* when old. In the genus *Anchusa*, where also the colour of the flowers changes with age, no coloration of the white type is seen. Thus there are marked differences between the white types of *Lupinus* and of *Anchusa*; it does not invalidate, however, the parallel drawn in the above with regard to the shading of the coloured and white types. It is probably due to physiological changes in the tissues of the plant. A change in the permeability of the vacuolar membrane suggests itself. It is conceivable that a substance entering the vacuole may be endowed with the power to change the anthocyan of the cell sap, thus compensating the colour factor, which has been found to be absent. If we, accepting WHELDALÉ's hypothesis of colour formation, assume the presence in the white type of a factor for chromogen and the absence of the factor for the development of

oxydase in the cell sap no difficulty is met with in explaining the old age coloration through the entrance into the vacuole of a protoplasmatic oxydase, which in co-operation with the vacuolar chromogen develops the colour. (Cp. the hypothesis formulated by JONES with regard to the coloration of white types, JONES 1913, ref. in SCHIEMANN 1915). The following facts, however, should be noted. The shade of the old age coloration depends on the nature of the modifying factors present (*B* and *V*), as said before. WHELDALD regards the effect of the modifying factors as a continued oxidation of the products of the primary oxidation through specific enzymes. Such enzymes must therefore in this case have been present in the cell sap of a white plant with the constitution *rBV*, for instance. Thus these enzymes would not be able to compensate the enzyme of the fundamental *R*-factor: this should be attained, however, by a foreign enzyme (the *R*-factor is absent), which enters the vacuole — a rather strange phenomenon.

This hypothesis of the changes in the permeability of the vacuolar membrane agrees also with the interpretation of the nature of the white types given by SCHIEMANN. This is based on the facts established by WILLSTÄTTER that the anthocyan colours have a tendency to form colourless isomeres, and that certain substances have a power to check this isomerisation. The cell sap would then be assumed to contain anthocyan but of its colourless isomeric variety. A regeneration of the coloured isomere would be made possible through the successive changes in the chemical composition of the cell sap, provided that the above discussed changes in the permeability of the vacuolar membrane take place.

The above hypothesis is mentioned only as an example. Several other circumstances with similar effect may be conceived of as factors in the colour development of the flower. Furthermore, the change in the composition of the cell sap may just as well be accomplished through the withdrawal of a substance. It appears probable, however, that the development of colour in the white types follows this course or a similar one.

In the scheme proposed the *F*-factor has been assumed to have a general effect. It has also been assumed that the occurrence of diluted forms of the colours, determined by the presence of the other factors, is due to the absence of this *F*-factor. Dilution of blue has been found in all crosses, where dilution forms have been found at all, and full coloured blue has always been found at the same time



(crosses 4, 5, 8 and 10). That the  $F$ -factor also influences the bluish red colour ( $RRBB$ ) is seen from cross 10, where tinged red originates as a product of recombination. It is true, no tinged form of violet has yet been found, but this is probably due to close linkage. It is, therefore, a difficult task to succeed in obtaining this form from the material at hand, although probably not unrealizable. The relation of the  $F$ -factor to the pure red factor is not yet known.

I have succeeded in determining the  $Ff$ -plants in the case of blue colour, as all  $F_1$ -generations involving the  $F$ -factor have showed a weak dilution of the blue colour. This dilution is so weak, however, that it is observed only in an  $F_1$ -plot, where all plants have the same diluted shading contrasting with the next, fully coloured plot. However, great difficulties are experienced in separating the different types in

TABLE 6.

Colour of parent plant		$FF$		$Ff$	
		Constant blue	Mono-hybrid, without dil.	Di-hybrid segregation	Mono-hybrid, without dil.
Blue.....	cross 5	7	6	4	1
	cross 10	2	4	5	0
	total	9	10	9	1
Slightly diluted blue .....	cross 5	0	0	6	2
	cross 10	0	0	6	1
	total	0	0	12	3

$F_2$ , where homo- and heterozygotically blue individuals are mixed. They have been listed with the pure blue type for this reason, when examined. I have classified the individuals as accurately as possible in blue and slightly diluted blue in the taking out of the parent plants for the  $F_2$ -families in crosses 5 and 10. The relation between the phenotype and the genotype in this case is shown in table 6. The result is significant. Individuals with the full colour factor in duplex stage have in no case been listed as slightly diluted blue but always as blue, but the  $Ff$ -individuals have been listed in 10 cases as blue and in 15 cases as slightly diluted blue. Presuming complete dominance of the  $F$ -factor these facts would be explained by the assumption that the  $FF$ -plants do not become modified towards diluted blue, while the  $Ff$ -individuals do become modified in this way. If the  $F$ -factor predominates only, the facts become explained by the

assumption that the colour of the *Ff*-plants may be intensified towards full blue colour. That is to say that the *Ff*-stage is more modifiable and therefore varies more than the *FF*-stage. Thus the transition to the *Ff*-stage is noticeable, though the main part of the colour dilution is due to the complete absence of the *F*-factor. This is true only of the blue colour, however, but not of the bluish-red type. I have not yet been able to distinguish the *vvFf*-types from the *vvFF*-types in spite of careful observations. The case of incomplete dominance mentioned is the only one found in *Lupinus*; the dominance is complete as to all other characters to all seeming.

The pleiotropic effect of the colour factors have already been mentioned; they give rise to coloration not only in the flowers but also in the sepals, in the cotyledons, in the axis etc. The *R*- and *B*-factors also influence the colour of the seed. The phenomenon is very common. WHELDAL cites 14 different genera, where a genetical connection between flower colour and anthocyan in vegetative parts has been found; they do not all represent pleiotropic phenomena, however. Among these genera intensifying factors and full colour factors have been found in *Antirrhinum* and *Primula*, and these factors influence also the coloration of the vegetative parts. I have not been able to find any data as to the eventual weakening of the colour in the leaf axils in *Lathyrus*, when the full colour factor is absent; this is the case in *Pisum*, however. A weakening of the colour of the flower is probably in most cases followed by a weakening of the colour of the vegetative parts. This is not the case in *Lupinus*, however. While the absence of the *F*-factor gives rise to a very marked dilution of the flower colour, which almost disappears in the beak of the keel, no trace of such a dilution is found in the vegetative parts of the plant. The faint coloured tinged red type has just as dark earth-brown seeds as the deep blue coloured type, and the colour of the bracts is identical with the colour of the bracts in the full coloured bluish red type. Thus a factor regulating the colour intensity of another pleiotropic factor influences the effect of this factor to different degrees in different organs. In one organ, e. g. the beak of the keel, every trace of the colour disappears although normally coloured intensively; in another organ no change in the colour is seen in spite of the fact that the colour often is very weak in the full coloured type, for instance in the stem, where only a faint tinge of colour covers the green ground. In still other organs, e. g. standard and wings, the

colour is weakened. The full colour factor, then, is not pleiotropic to the same degree as the colour factors.

Another interesting point of some weight has been mentioned with regard to the pleiotropism of the colour factors, which illustrates the common phenomenon that the effect of a pleiotropic factor differs in different organs. Two different cases of pleiotropism may be found. In the first case the factor has the same effect in different organs; blue colour in the flower as well as in vegetative parts as in *Lupinus*, and zygomorphism in both calyx and corolla as in *Antirrhinum*, according to BAUR, are good examples of this first kind. In the second case the effect of the factor varies in different degrees in different organs. Many examples are known of this kind, as for instance blue flower colour and earth-brown seed colour (*Lupinus*), and the flower colour and the width of the petals (TAMMES in *Linum*) to mention a more surprising case. The terms *isophene* and *heterophene pleiotropism* are proposed for these two kinds of pleiotropism. The isophene pleiotropism is clear enough but the heterophene kind present sometimes very unexpected combinations. However, the above mentioned case of heterophene pleiotropism in *Lupinus* (blue flower colour and earth-brown seed colour) is as readily explained as the isophene pleiotropism. When the immature seed is examined it is seen, as said before, that the earth-brown coloration induced by the factor *B*, really is a blue coloration, which passes into the earth-brown colour in consequence of maturing processes. In this case a morphological observation suffices to show that the means of action of the pleiotropic factor are the same in the both organs; the cause of the different phenotypical effects of the factor is wholly due to different conditions prevailing in the both organs. Another illustrative example of this kind of pleiotropism is the interpretation given by HERIBERT-NILSSON to account for the cracked bark and the curved leaves of certain segregates of *Salix*-bastards; both these characters are traced back to an abnormal rate of growth of the vascular cylinder (the xylem). A careful anatomical, physiological or chemical analysis of marked heterophene pleiotropism shall probably in many cases similarly bring out the fact that the differences are to be traced back to a common cause. The phenotypical diversity, of course, is due to one and the same undifferentiated genetical factor in these cases. As long as the real nature of the factors is unknown, there is no use of discussing the question, whether the genetical factor should be assumed to be undifferentiated and simple in the case of characters showing gene-



tical affinity but not yet proved to be related physiologically or chemically. It is, naturally, of great importance to know if the morphological effect of the one and same factor is due to circumstances conditioned by different developmental stages of the plant, different conditions prevailing in the different organs of the plant, or, on the contrary, if the factor itself is differentiated in some way. Thus the study of pleiotropic phenomena becomes of great weight when the nature of the genetical factors is brought under consideration.

### THE SEED COLOUR.

The observations made with regard to the seed colour have been stated in the above in connection with the flower colours; they have been assumed to arise from the same factors due to the pleiotropic nature of these factors. The results of the segregations agree also throughout with this interpretation; they allow also the assumption, however, that specific seed colour factors are closely coupled with the flower colour factors. This is, however, very uncertain, even if certain facts would seem to point in this direction, as for instance the fact the V-factor, as well as the full colour factor, do not influence the seed colour. The evidence obtained, however, does not support the giving up of the assumption made, that the flower colour factors also determine the colour of the seeds.

There is one character of the seed colour, however, that has not yet been treated, viz. the marbling. Two types differing in the distribution of the pigment have been described on pag. 303. The earth-brown and the rust-brown colour are either marbled or evenly distributed to full intensity over the whole surface of the seed, with the exception for small distinct white flecks. The marbling is brought about by the scattered distribution of the pigment grains in flecks of irregular form and extent. The colour of these flecks is gray, and small white flecks also occur here. Marbling dominates over non-marbling, and  $F_2$  segregates in the ratio 3:1. In cross 2, the only cross where the non-marbled variety has been used, the following results have been obtained:

215 marbled : 63 non-marbled

expected : 208,5

69,5

$$D/M = \frac{6,5}{7,22} = 0,9.$$

The weakening of the colour, which is characteristic of the gray flecks, does not involve an intensifying of the colour in the marbled

areas, which would have been expected had the quantity of the pigment been the same and only the distribution of it unequal. The non-marbled type has exactly the same intensity of colour as the marbled areas of the other type. Thus it is clear that the marbled form is a type weaker in colour than the non-marbled variety. This is of a certain interest, as the marbled type dominates over the non-marbled, according to the results obtained. Thus the *M*-factor, assumed to be responsible for the marbling, exhibits the character of an inhibiting factor. Its effect, however, is limited to the seed; it has no weakening effect on the flower. The marbling factor operates probably quite independent of the flower colour factors. Earth-brown and rust-brown segregate in cross 2 in addition to the marbling character. The di-hybrid segregation is quite normal, and the following values have been obtained:

162 earth-brown, marbled : 47 earth-brown, non-marbled : 53 rust-brown, marbled : 16 rust-brown, non-marbled.

$$\begin{array}{cccc} \text{expected } 156,4 & 52,1 & 52,1 & 17,4 \\ D/M = \frac{5,6}{8,8} = 0,67 & \frac{5,1}{6,5} = 0,78 & \frac{0,9}{6,5} = 0,14 & \frac{1,4}{4,0} = 0,35. \end{array}$$

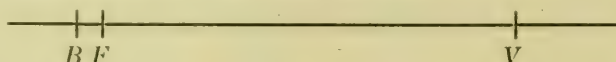
### DISCUSSION OF THE LINKAGE CASES.

The results of the analysis have proved that linkage occurs in two crosses (crosses 8 and 9); the third case of linkage is not absolutely proven (cross 10, bluish red  $\times$  tinged blue). The factors involved are *B*, *V* and *F*. The factors coupled in cross 8 are *B* and *F*, in cross 9, *B* and *V*. In cross 10 the factors *V* and *F* are segregating; linkage is thus to be expected also in this case, and the results of the segregation go to show that this view is correct. They do not offer any proof when considered separately, but the fact that each of the factors involved is coupled with a third is conclusive. This being so, theory and the results obtained claim coupling between *V* and *F* as well; the results of the segregation agree well with this assumption, and coupling must be considered proven between the factors *V* and *F*. The factors *B*, *V* and *F* are then situated in the same chromosome, according to the chromosome theory, and their location is assumed to be the following.

According to cross 8 there is very close linkage between the factors *B* and *F*, as in a large material no crossovers (tinged violet) have been obtained. Furthermore, it is very improbable that a continued

analysis of this cross shall establish a crossover percentage higher than 2 %. It will probably be found that the percentage does not exceed 1 %; it will rather fall below this figure, as the chances of a crossover percentage more or less than  $\frac{1}{2}$  % are equal, as shown on pag. 316. The factors *B* and *F* are then situated in the closest proximity to each other. According to cross 9 there is linkage between *B* and *V* to a degree corresponding to a crossover percentage of about 22 %. The  $F_2$ -analysis gives the value 20.4, and the  $F_3$ -analysis 23.8. The same crossover percentage is to be expected between the factors *V* and *F* on account of the closeness between the factors *B* and *F*. The values obtained in the case of *V*—*F* are 27 % according to the  $F_2$ -analysis, but 22.2 % according to the  $F_3$ -analysis. The  $F_3$ -result shows thus a striking correspondence with the expectation.

The location of the factors *B*, *V* and *F* in the chromosome may then be demonstrated in the following way.



It should be stated that the mutual location of the proximate factors *B* and *F* is rather gratuitous. All crosses have shown that the fourth flower colour factor, the pure red factor *R*, operates independent of the other factors; it is probably situated in another chromosome. The same is probably true of the marbling factor, which has been shown to be independent of the *B*-factor. The relation of the *M*-factor to the fundamental factor *R* is not yet known.

The coupling between the factors *B* and *V* is particularly interesting. The linkage between these factors is very close; it is perhaps complete, as no crossovers have been found. This might favour the supposition that the present case should be interpreted as a case of multiple allelomorphs. This is erroneous, however, as seen below. The factor denotation used by MORGAN has been adopted in the following presentation of the facts. In order to avoid confusion with the presence-absence system previously employed, only large letters have been used; commas and -symbols have been used as indices of mutations (see MORGAN 1915 pag. 219).

*BV* = blue, wildtype; *BV'* = violet; *B'V* = bluish red; *B'V'* = pure red; *BV*<sup>-</sup> = tinged blue; *B'V*<sup>-</sup> = tinged red.

It should be observed that violet colour, for instance, is here called *V*<sup>-</sup> contrary to the presence-absence indices, where violet is denoted, *V*, while *v* denotes bluish red.



According to the above symbols the non-appearance of the tinged violet type in  $F_2$  of cross 8 (tinged blue  $\times$  violet) should depend on the fact that the factor producing the dilution of the blue colour and the factor responsible for the violet colour, denoted  $V^-$  and  $V'$  respectively, are different allelomorphs of the same wildtype factor  $V$ . Already the  $F_1$ -result of this cross invalidates this assumption. If correct, no synthesis of the wildtype would be obtained from the cross  $BV' \times BV^-$ ; this synthesis was secured, however.

Another supposition is: that the wildtype factor  $B$ , which produces bluish red flower colour when mutating into  $B'$ , also should give rise to  $B^-$  and  $B'^-$  mutations causing the formation of tinged blue ( $B^-V$ ) and tinged red ( $B'^-V$ ), is likewise out of question. The non-appearance of tinged violet should then depend on the fact that the  $V$ -factor did not mutate in an analogous way. The synthesis of blue in the cross bluish red  $\times$  tinged blue ( $B'V \times B^-V$ ) would not be obtained in the case of such a factor construction.

The present case of coupling can not be interpreted as a case of multiple allelomorphs, as seen; it is linkage, and it is perhaps complete.

It is very difficult to determine, however, whether the linkage is partial or complete. The non-appearance of the crossovers may be explained by assuming a corresponding displacement of the linkage value, and the comprehensiveness of the analysis cannot alone decide the matter. Indeed, it is doubtful whether there is such a condition as complete linkage. The term becomes superfluous if only the closest partial linkage conceivable is considered. The question becomes another if the assumption is made that two factors are able to lie side by side in the same chromomere without excluding each other as multiple allelomorphs. The term complete linkage would then imply a definite meaning distinguished from partial linkage, and essentially different from multiple allelomorphism. There is nothing in point of principle to say against such an assumption, as the idea of the chromomeres only expresses the belief of the breaking up of the chromosomes into their constituent elements. The chromomeres represent the smallest parts of division of the chromosomes, which does not imply, however, that they each carry only one factor.

Some of the essential facts of the inheritance of the flower colour and of the seed colour in *Lupinus angustifolius* have now been presented. The definite fixing of the linkage values, the precise relation of the marbling factor to the other factors, and the complete analysis

of the poly-hybrid segregations are facts of interest still uninvestigated. In the crosses analyzed, comprising about 800 families and 27000 individuals, segregation with regard to earliness was also found. The most surprising uniformity prevailed in flowers as well as in vegetative parts for the rest. It is true, the colour of the seed varies remarkably with regard to the intensity and the distribution. The variations are, no doubt, only modifications, as the colour of the seed is very sensitive to environmental conditions. New mutations have not been observed.

On this occasion I wish to express my sincerest thanks to Mr. H. WEIBULL, director of the plant breeding institute at Weibullsholm, Landskrona, for his great kindness of promoting these studies in different ways.

### SUMMARY.

1) Seven different types of flower colours and five types of seed colours have been genetically analyzed.

2) One fundamental colour factor has been demonstrated (pure red). A synthesis of blue colour has been obtained from crosses between bluish red and violet flower colours. One »dilution» factor has been found to be present.

3) Pleiotropic correlation has been demonstrated between certain flower and seed colours.

4) Three flower colour factors have been found to form a linkage group. The linkage between two of the factors is very close, if not complete. The other linkage value represent a crossover percentage of about 22 %.

5) The importance of the » $F_3$ -analysis» in the determination of the linkage values in cases where back crossing is technically difficult has been demonstrated.

6) A method, that greatly facilitates the carrying out of the  $F_3$ -analysis, has been proposed.

7) The colour scale blue-violet-red (blue as the wildtype), now investigated genetically, is phenotypically analogous with the colour scale in the genus *Centaurea* a. o. chemically analyzed by WILLSTÄTTER.

TABLE 7.  $F_2$  of the cross white  $\times$  blue n:r 1.

Colour of parent plant	Field-number	Blue	White	Total
Blue	592—18	81	23	104
»	593—18	35	8	43
»	594—18	47	18	65
»	595—18	85	16	101
»	596—18	41	8	49
Total		289	73	362

TABLE 8.  $F_2$  of the cross violet  $\times$  blue n:r 2.

Colour of parent plant	Field-number	Blue	Violet	Total
Blue	3339—17	57	19	76
»	3340—17	44	19	63
»	3341—17	9	3	12
»	3342—17	47	14	61
»	3343—17	58	18	76
Total		215	73	288

TABLE 9.  $F_3$  of the cross violet  $\times$  blue n:r 2.

Number of parent family	Colour of parent plant	Field-number	Blue	Violet	Total
3339—17.....	Blue	578—18	22	—	22
3340—17.....	Blue	581—18	35	14	49
	»	582—18	60	23	83
	»	583—18	14	2	16
	»	584—18	111	39	150
3342—17.....	»	585—18	60	27	87
	»	586—18	73	17	90
	»	588—18	41	16	57
	»	589—18	62	16	78
Total			456	154	610
3340—17.....	Violet	579—18	—	129	129
	»	580—18	—	43	43
	»	587—18	—	75	75
Total			—	247	247



TABLE 10.  $F_2$  of the cross bluish red  $\times$  blue n:r 3.

Colour of parent plant	Field-number	Blue	Bluish red	Total
Blue	610—18	28	5	33
»	611—18	61	25	86
»	612—18	22	5	27
»	613—18	11	5	16
Total		122	40	162

TABLE 11.  $F_3$  of the cross bluish red  $\times$  blue n:r 3.

Number of parent family	Colour of parent plant	Field-number	Blue	Bluish red	Total
610—18 .....	Blue	255—19	35	—	35
	»	257—19	33	—	33
	»	267—19	75	—	75
611—18 .....	»	268—19	64	—	64
	»	269—19	23	—	23
	»	276—19	37	—	37
Total			267	—	267
610—18 .....	Blue	253—19	57	17	74
	»	254—19	44	18	62
	»	258—19	23	11	34
	»	260—19	20	5	25
	»	261—19	38	8	46
	»	262—19	23	11	34
	»	263—19	36	13	49
611—18 .....	»	271—19	55	18	73
Total			296	101	397
610—18 .....	Bluish red	264—19	—	20	20
	»	266—19	—	52	52
611—18 .....	»	272—19	—	57	57
	»	273—19	—	34	34
613—18 .....	»	274—19	—	11	11
	»	278—19	—	28	28
Total			—	202	202

TABLE 12.  $F_2$  of the cross *tinged blue*  $\times$  *blue* n:r 4.

Colour of parent plant	Field-number	Blue	Tinged blue	Total
Slightly diluted blue	630—18	69	24	93
	631—18	57	21	78
	632—18	82	33	115
	633—18	117	34	151
	634—18	71	26	97
Total		396	138	534

TABLE 13.  $F_3$  of the cross *tinged blue*  $\times$  *blue* n:r 4.

Number of parent family	Colour of parent plant	Field-number	Blue	Tinged blue	Total
630—18 .....	Blue <sup>1</sup>	515—19	47	—	47
633—18 .....	»	523—19	54	—	54
		527—19	33	—	33
634—18 .....	»	533—19	52	—	52
		534—19	55	—	55
		538—19	41	—	41
		Total	282	—	282
630—18 .....	Blue <sup>1</sup>	514—19	19	7	26
	»	516—19	36	9	45
	»	517—19	19	5	24
	»	518—19	21	11	32
631—18 .....	»	519—19	27	8	35
	»	524—19	34	8	42
633—18 .....	»	525—19	37	15	52
	»	528—19	35	12	47
	»	529—19	35	9	44
634—18 .....	»	535—19	19	7	26
	»	539—19	42	16	58
		Total	324	107	431
632—18 .....	Tinged blue	521—19	—	8	8
	»	522—19	—	17	17

<sup>1</sup> Because of the difficulty in separating the blue ones and the slightly dil. blue no record is made of the latter in this cross.

Number of parent family	Colour of parent plant	Field-number	Blue	Tinged blue	Total
633—18 .....	Tinged blue	530—19	—	55	55
	»	531—19	—	4	4
	»	541—19	—	15	15
634—18 .....	»	542—19	—	8	8
	»	543—19	—	35	35
	»	544—19	—	5	5
Total			—	147	147

TABLE 14.  $F_2$  of the cross white  $\times$  tinged blue n:r 5.

Colour of parent plant	Field-number	Blue	Tinged blue	White	Total
Slightly diluted blue	3332—17	17	6	7	30
	3334—17	22	2	4	28
	3335—17	6	2	0	8
	3336—17	8	0	7	15
Total		53	10	18	81

TABLE 15.  $F_3$  of the cross white  $\times$  tinged blue n:r 5.

Number of parent family	Colour of parent plant	Field-number	Blue	Tinged blue	White	Total
3332—17.....	Blue	512—18	20	—	—	20
	»	514—18	23	—	—	23
	»	530—18	54	—	—	54
3334—17.....	»	541—18	31	—	—	31
	»	544—18	42	—	—	42
3335—17.....	»	545—18	37	—	—	37
3336—17.....	»	551—18	54	—	—	54
Total			261	—	—	261
3332—17.....	Blue	516—18	17	3	4	24
	»	517—18	15	5	5	25
	»	519—18	15	5	6	26
	?	527—18	17	10	4	31
	?	528—18	31	13	15	59
3334—17.....	Sl. dil. blue	529—18	11	8	5	24
	»	531—18	26	11	8	45
	»	532—18	29	10	14	53
	»	536—18	13	6	4	23
	Blue	539—18	50	10	23	83
	Sl. dil. blue	543—18	18	9	10	37

<sup>1</sup> Not recorded.



Number of parent family	Colour of parent plant	Field-number	Blue	Tinged blue	White	Total
3335-17.....	?	547-18	45	14	13	72
3336-17.....	Sl. dil. blue	552-18	50	23	27	100
		Total	337	127	138	602
3332-17.....	?	509-18	23	3	—	26
	Sl. dil. blue	511-18	38	12	—	50
	?	526-18	15	10	—	25
3334-17.....	Sl. dil. blue	533-18	43	9	—	52
	Blue	540-18	20	6	—	26
3336-17.....	?	548-18	19	8	—	27
		Total	158	48	—	206
3332-17.....	Blue	518-18	18	—	4	22
	»	534-18	61	—	20	81
3334-17.....	»	538-18	39	—	13	52
	»	542-18	33	—	11	44
	»	550-18	38	—	14	52
3336-17.....	»	553-18	35	—	16	51
		Total	224	—	78	302
3332-17.....	Tinged blue	503-18	—	34	—	34
	»	508-18	—	54	—	54
3334-17.....	»	523-18	—	27	—	27
3335-17.....	?	546-18	—	68	—	68
3336-17.....	?	549-18	—	33	—	33
		Total	—	216	—	216
3332-17.....	Tinged blue	504-18	—	36	15	51
	»	505-18	—	19	6	25
	»	506-18	—	61	20	81
	»	507-18	—	17	3	20
3334-17.....	»	524-18	—	46	12	58
		Total	—	179	56	235
3332-17.....	White	501-18	—	—	15	15
	»	502-18	—	—	25	25
		Total	—	—	40	40

TABLE 16.  $F_2$  of the cross violet  $\times$  white n:r 6.

Colour of parent plant	Field-number	Blue	Violet	White	Total
Blue	3337-17	4	3	1	8
»	3338-17	23	13	7	43
	Total	27	16	8	51

TABLE 17.  $F_2$  of the cross violet  $\times$  white n:r 6.

Number of parent family	Colour of parent plant	Field-number	Blue	Violet	White	Total
3338—17.....	Blue	556—18	35	10	14	59
	»	558—18	33	6	7	46
	»	559—18	15	1	10	26
	»	561—18	44	23	19	86
	»	562—18	89	36	42	167
	Total		216	76	92	384
3338—17.....	Blue	557—18	56	28	—	84
	»	560—18	25	6	—	31
	»	565—18	25	6	—	31
	»	568—18	29	10	—	39
	Total		135	50	—	185
3338—17.....	Blue	563—18	48	—	16	64
	»	564—18	48	—	13	61
	»	566—18	54	—	10	64
	»	567—18	19	—	4	23
	Total		169	—	43	212
3338—17.....	Violet	572—18	—	74	—	74
	»	573—18	—	54	—	54
	»	574—18	—	98	—	98
	Total		—	226	—	226
3337—17.....	Violet	554—18	—	15	8	23
	»	570—18	—	53	16	69
	»	571—18	—	68	31	99
	»	575—18	—	81	23	104
	»	576—18	—	25	15	40
3338—17.....	Total		—	242	93	335
	White	577—18	—	—	36	36

TABLE 18.  $F_2$  of the cross bluish red  $\times$  white n:r 7.

Colour of parent plant	Field-number	Blue	Bluish red	White	Total
Blue	545—19	10	3	4	17
»	546—19	31	12	13	56
	Total	41	15	17	73

TABLE 19.  $F_3$  of the cross *bluish red*  $\times$  *white* n.r 7.

Number of parent family	Colour of parent plant	Field-number	Blue	Bluish red	White	Total
546-19 .....	Blue	338-20	42	—	—	42
	»	345-20	51	—	—	51
		Total	93	—	—	93
	Blue	342-20	22	7	8	37
	»	346-20	17	7	7	31
	»	348-20	18	2	7	27
	»	354-20	20	9	10	39
	»	355-20	23	5	10	38
		Total	100	30	42	172
	Blue	337-20	17	9	—	26
	»	347-20	16	5	—	21
		Total	33	14	—	47
	Blue	344-20	33	—	13	46
	»	352-20	14	—	11	25
		Total	47	—	24	71
	Bluish red	358-20	—	21	—	21
	»	359-20	—	36	—	36
	»	360-20	—	25	—	25
	»	363-20	—	35	—	35
		Total	—	117	—	117
	Bluish red	361-20	—	33	7	40
	White	228-20	—	—	7	7
	»	229-20	—	—	8	8
	»	231-20	—	—	21	21
	»	232-20	—	—	17	17
	»	233-20	—	—	14	14
	»	234-20	—	—	15	15
	»	236-20	—	—	12	12
		Total	—	—	94	94

TABLE 20.  $F_2$  of the cross *tinged blue*  $\times$  *violet* n.r 8.

Colour of parent plant	Field-number	Blue	Violet	Tinged blue	Total
Slightly diluted blue	618-18	14	11	14	39
	619-18	32	12	13	57
	620-18	31	24	18	73



Colour of parent plant	Field-number	Blue	Violet	Tinged blue	Total
Slightly diluted blue	621-18	16	7	12	35
	622-18	45	29	30	104
	623-18	75	31	38	144
	624-18	44	14	17	75
	625-18	53	19	26	98
	626-18	50	21	33	104
	627-18	26	16	10	52
	628-18	32	34	19	85
	629-18	52	23	25	100
Total		470	241	255	966

TABLE 21.  $F_2$  of the cross tinged blue  $\times$  violet n:r 8.

Number of parent family	Colour of parent plant	Field-number	Blue	Violet	Tinged blue	Total
619-18 .....	Blue	329-19	23	8	7	38
	»	330-19	34	15	18	67
	»	331-19	9	5	11	25
620-18 .....	»	336-19	15	11	9	35
	»	339-19	19	13	14	46
	»	346-19	43	12	15	70
	»	347-19	28	20	14	62
	»	348-19	25	12	16	53
	»	349-19	38	18	8	64
	»	350-19	39	12	20	71
621-18 .....	»	351-19	14	5	11	30
	»	355-19	23	12	17	52
	»	356-19	25	6	11	42
	»	357-19	14	6	8	28
	»	359-19	21	12	11	44
	»	360-19	28	17	17	62
	»	361-19	34	25	9	68
622-18 .....	»	381-19	15	3	7	25
	»	384-19	22	14	9	45
	»	387-19	21	4	12	37
	»	389-19	25	13	9	47
	»	390-19	22	8	11	41
	»	391-19	18	7	9	34
	»	392-19	19	9	12	40
623-18 .....	»	405-19	17	9	10	36
	»	409-19	7	3	10	20
	»	410-19	15	9	11	35
	»	411-19	15	11	12	38

Number of parent family	Colour of parent plant	Field-number	Blue	Violet	Tinged blue	Total
623—18 .....	Blue	413—19	15	11	3	29
	»	414—19	25	3	2	30
	»	416—19	11	4	5	20
	»	417—19	16	13	7	36
	»	418—19	7	6	7	20
	»	419—19	14	12	10	36
	»	420—19	17	9	12	38
	»	434—19	8	9	8	25
	»	436—19	12	7	9	28
	»	437—19	22	12	10	44
624—18 .....	»	438—19	19	7	10	36
	»	439—19	21	12	9	42
	»	440—19	17	10	9	36
	»	441—19	16	13	10	39
	»	442—19	20	8	12	40
	»	443—19	28	13	11	52
	»	444—19	7	7	12	26
	»	445—19	20	12	15	47
	»	447—19	11	3	7	21
	»	465—19	16	10	11	37
625—18 .....	»	466—19	14	8	5	27
	»	467—19	16	5	6	27
	»	468—19	16	6	12	34
626—18 .....	»	469—19	9	8	15	32
	»	483—19	30	18	8	56
628—18 .....	»	490—19	15	9	2	26
	»	491—19	12	6	5	23
	»	492—19	20	11	3	34
629—18 .....	»	498—19	16	9	12	37
	»	500—19	10	6	7	23
	»	501—19	29	8	10	47
	»	503—19	23	12	13	48
Total			1,160	586	605	2,351
620—18 .....	Violet	341—19	—	63	—	63
621—18 .....	»	374—19	—	63	—	63
	»	376—19	—	39	—	39
622—18 .....	»	380—19	—	30	—	30
	»	394—19	—	37	—	37
	»	395—19	—	56	—	56
623—18 .....	»	421—19	—	33	—	33
	»	422—19	—	38	—	38
	»	423—19	—	37	—	37
	»	424—19	—	49	—	49
	»	425—19	—	45	—	45

Number of parent family	Colour of parent plant	Field-number	Blue	Violet	Tinged blue	Total
623-18 .....	Violet	426-19	—	33	—	33
	"	448-19	—	44	—	44
624-18 .....	"	449-19	—	58	—	58
	"	450-19	—	38	—	38
	"	452-19	—	50	—	50
625-18 .....	"	472-19	—	20	—	20
626-18 .....	"	484-19	—	38	—	38
628-18 .....	"	493-19	—	24	—	24
	"	495-19	—	43	—	43
629-18 .....	"	506-19	—	22	—	22
	"	507-19	—	56	—	56
		Total	—	916	—	916
618-18 .....	Tinged blue	327-19	—	—	20	20
620-18 .....	"	344-19	—	—	34	34
	"	345-19	—	—	33	33
	"	362-19	—	—	62	62
	"	369-19	—	—	55	55
621-18 .....	"	370-19	—	—	73	73
	"	371-19	—	—	34	34
	"	372-19	—	—	34	34
	"	373-19	—	—	47	47
	"	396-19	—	—	42	42
	"	397-19	—	—	36	36
	"	399-19	—	—	24	24
622-18 .....	"	400-19	—	—	30	30
	"	401-19	—	—	42	42
	"	402-19	—	—	37	37
	"	403-19	—	—	25	25
	"	404-19	—	—	42	42
	"	428-19	—	—	24	24
	"	429-19	—	—	29	29
623-18 .....	"	430-19	—	—	40	40
	"	431-19	—	—	38	38
	"	432-19	—	—	27	27
	"	433-19	—	—	35	35
	"	455-19	—	—	40	40
	"	456-19	—	—	48	48
	"	457-19	—	—	22	22
624-18 .....	"	458-19	—	—	49	49
	"	459-19	—	—	36	36
	"	460-19	—	—	44	44
	"	461-19	—	—	34	34
	"	462-19	—	—	39	39
	"	463-19	—	—	35	35



Number of parent family	Colour of parent plant	Field-number	Blue	Violet	Tinged blue	Total
624-18 .....	Tinged blue	464-19	—	—	30	30
625-18 .....	»	473-19	—	—	39	39
	»	474-19	—	—	54	54
	»	475-19	—	—	66	66
	»	476-19	—	—	26	26
	»	477-19	—	—	31	31
626-18 .....	»	479-19	—	—	20	20
	»	486-19	—	—	33	33
628-18 .....	»	496-19	—	—	55	55
	»	497-19	—	—	26	26
629-18 .....	»	509-19	—	—	30	30
	»	512-19	—	—	42	42
Total			—	—	1,662	1,662

TABLE 22.  $F_2$  of the cross bluish red  $\times$  violet n:r 9.

Colour of parent plant	Field-number	Blue	Violet	Bluish red	Pure red	Total
Blue	597-18	55	24	18	5	102
»	598-18	38	14	16	—	68
»	599-18	27	12	9	—	48
»	600-18	14	5	3	—	22
»	601-18	18	6	9	—	33
»	602-18	27	14	12	1	54
»	603-18	62	27	27	—	116
»	604-18	15	9	6	1	31
»	605-18	64	43	27	2	136
»	606-18	77	30	35	4	146
»	607-18	30	20	20	1	71
»	608-18	67	45	23	—	135
»	609-18	62	20	21	1	104
		556	269	226	15	1,066

TABLE 23.  $F_3$  of the cross bluish red  $\times$  violet n:r 9.

Number of parent family	Colour of parent plant	Field-number	Blue	Violet	Bluish red	Pure red	Total
598-18 ...	Blue	20-19	35	5	2	3	45
603-18 ...	»	73-19	37	4	5	13	59
605-18 ...	»	92-19	49	4	8	9	70
	»	96-19	39	8	10	14	71

Number of parent family	Colour of parent plant	Field- number	Blue	Violet	Bluish red	Pure red	Total
605-18 ...	Blue	112-19	49	5	2	10	66
607-18 ...	»	189-19	32	2	3	13	50
		Total	241	28	30	62	361
598-18 ...	Blue	16-19	26	17	19	—	62
	»	17-19	39	18	10	—	67
	»	18-19	32	18	12	1	63
	»	19-19	19	12	10	—	41
	»	24-19	24	5	12	—	41
601-18 ...	»	41-19	38	15	30	—	83
	»	44-19	21	2	5	—	28
	»	45-19	15	11	10	—	36
	»	46-19	26	15	8	2	51
	»	47-19	28	19	16	—	63
602-18 ...	»	55-19	25	7	9	—	41
603-18 ...	»	65-19	28	18	20	—	66
	»	66-19	19	6	10	—	35
	»	68-19	15	5	6	—	26
604-18 ...	»	74-19	30	14	11	1	56
	»	84-19	29	17	13	2	61
	»	90-19	32	8	18	—	58
605-18 ...	»	93-19	27	17	16	—	60
	»	99-19	28	10	17	1	56
	»	100-19	11	8	5	—	24
	»	104-19	45	10	12	—	67
	»	105-19	30	18	17	—	65
	»	107-19	30	17	17	1	65
	»	108-19	22	14	13	—	49
	»	113-19	15	8	15	—	38
	»	115-19	13	4	8	1	26
	»	154-19	25	13	5	—	43
606-18 ...	»	156-19	7	8	10	—	25
	»	164-19	14	7	3	—	24
	»	165-19	27	15	14	1	57
	»	166-19	41	9	18	—	68
	»	168-19	38	12	14	1	65
	»	169-19	35	15	18	3	71
	»	190-19	32	15	6	—	53
607-18 ...	»	201-19	45	17	12	1	75
	»	203-19	35	15	12	1	63
	»	204-19	28	17	15	1	61
	»	205-19	29	15	18	1	63
	»	207-19	30	14	10	—	54
608-18 ...	»	212-19	7	4	9	—	20
	»	237-19	31	15	13	2	61
609-18 ...	»						

Number of parent family	Colour of parent plant	Field- number	Blue	Violet	Bluish red	Pure red	Total
609—18 ... {	Blue	239—19	28	25	14	—	67
	»	241—19	23	11	12	—	46
		Total	1,142	540	542	20	2,244
598—18 ... {	Blue	23—19	34	10	—	—	44
	»	25—19	73	27	—	—	100
603—18 ... {	»	64—19	52	13	—	—	65
	»	71—19	19	6	—	—	25
605—18 ... {	»	95—19	39	6	—	—	45
	»	97—19	46	5	—	—	51
	»	110—19	35	15	—	—	50
	»	119—19	38	9	—	—	47
606—18 ... {	»	158—19	18	6	—	—	24
	»	161—19	24	3	—	—	27
	»	162—19	36	17	—	—	53
	»	167—19	55	15	—	—	70
	»	172—19	20	6	—	—	26
607—18 ... {	»	193—19	17	4	—	—	21
	»	194—19	33	15	—	—	48
608—18 ...	»	202—19	18	13	—	—	31
609—18 ... {	»	238—19	33	15	—	—	48
	»	242—19	29	4	—	—	33
		Total	619	189	—	—	808
599—18 ... {	Blue	33—19	39	—	13	—	52
	»	34—19	28	—	9	—	37
600—18 ...	»	36—19	66	—	36	—	102
601—18 ...	»	43—19	23	—	11	—	34
603—18 ... {	»	67—19	28	—	11	—	39
	»	72—19	37	—	16	—	53
	»	91—19	27	—	8	—	35
	»	98—19	42	—	8	—	50
605—18 ... {	»	101—19	48	—	6	—	54
	»	102—19	46	—	14	—	60
	»	103—19	25	—	11	—	36
	»	106—19	36	—	11	—	47
	»	109—19	39	—	16	—	55
606—18 ... {	»	118—19	36	—	9	—	45
	»	157—19	30	—	16	—	46
	»	159—19	54	—	17	—	71
	»	160—19	30	—	12	—	42
608—18 ...	»	206—19	28	—	15	—	43
609—18 ...	»	240—19	33	—	10	—	43
		Total	695	—	249	—	944



Number of parent family	Colour of parent plant	Field- number	Blue	Violet	Bluish red	Pure red	Total
602-18 ...	Violet	57-19	--	59	—	—	59
	»	58-19	—	20	—	—	20
	»	59-19	—	43	—	—	43
	»	60-19	—	63	—	—	63
603-18 ...	»	75-19	—	72	—	—	72
604-18 ...	»	86-19	—	58	—	—	58
605-18 ...	»	121-19	—	79	—	—	79
	»	122-19	—	54	—	—	54
	»	132-19	—	60	—	—	60
	»	133-19	—	22	—	—	22
	»	136-19	—	63	—	—	63
	»	137-19	—	67	—	—	67
	»	138-19	—	54	—	—	54
	»	140-19	—	68	—	—	68
606-18 ...	»	141-19	—	45	—	—	45
	»	176-19	—	23	—	—	23
	»	177-19	—	37	—	—	37
607-18 ...	»	196-19	—	42	—	—	42
608-18 ...	»	214-19	—	51	—	—	51
	»	216-19	—	68	—	—	68
	»	218-19	—	47	—	—	47
	»	219-19	—	22	—	—	22
	»	221-19	—	81	—	—	81
	»	222-19	—	54	—	—	54
	»	223-19	—	77	—	—	77
	»	227-19	—	44	—	—	44
609-18 ...	»	244-19	—	66	—	—	66
	»	245-19	—	52	—	—	52
		Total	—	1,491	—	—	1,491
600-18 ...	Violet	39-19	—	56	—	18	74
601-18 ...	»	48-19	—	24	—	11	35
	»	49-19	—	39	—	10	49
	»	120-19	—	52	—	21	73
605-18 ...	»	123-19	—	53	—	21	74
	»	128-19	—	40	—	12	52
	»	129-19	—	47	—	19	66
	»	131-19	—	24	—	4	28
	»	134-19	—	31	—	16	47
	»	135-19	—	37	—	14	51
	»	139-19	—	18	—	6	24
	»	174-19	—	26	—	8	34
606-18 ...	»	195-19	—	30	—	10	40
608-18 ...	»	213-19	—	45	—	10	55

Number of parent family	Colour of parent plant	Field- number	Blue	Violet	Bluish red	Pure red	Total
608—18 ...	Violet	217—19	—	45	—	14	59
	"	220—19	—	53	—	10	63
609—18 ...	"	224—19	—	43	—	12	55
	"	247—19	—	16	—	4	20
Total			—	679	—	220	899
598—18 ...	Bluish red	29—19	—	—	60	—	60
	"	32—19	—	—	69	—	69
601—18 ...	"	51—19	—	—	76	—	76
602—18 ...	"	61—19	—	—	34	—	34
	"	62—19	—	—	39	—	39
603—18 ...	"	63—19	—	—	31	—	31
	"	78—19	—	—	63	—	63
604—18 ...	"	79—19	—	—	94	—	94
	"	82—19	—	—	73	—	73
605—18 ...	"	83—19	—	—	47	—	47
	"	88—19	—	—	23	—	23
606—18 ...	"	142—19	—	—	71	—	71
	"	144—19	—	—	55	—	55
607—18 ...	"	146—19	—	—	39	—	39
	"	148—19	—	—	28	—	28
608—18 ...	"	149—19	—	—	33	—	33
	"	150—19	—	—	54	—	54
609—18 ...	"	151—19	—	—	54	—	54
	"	152—19	—	—	63	—	63
610—18 ...	"	178—19	—	—	37	—	37
	"	179—19	—	—	53	—	53
611—18 ...	"	181—19	—	—	69	—	69
	"	186—19	—	—	51	—	51
612—18 ...	"	187—19	—	—	65	—	65
	"	197—19	—	—	29	—	29
613—18 ...	"	228—19	—	—	49	—	49
	"	231—19	—	—	60	—	60
614—18 ...	"	234—19	—	—	66	—	66
	"	236—19	—	—	57	—	57
615—18 ...	"	250—19	—	—	58	—	58
	"	251—19	—	—	68	—	68
616—18 ...	"	252—19	—	—	61	—	61
Total			—	—	1,729	—	1,729
598—18 ...	Bluish red	28—19	—	—	58	14	72
599—18 ...	"	35—19	—	—	35	12	47
603—18 ...	"	80—19	—	—	15	7	22
605—18 ...	"	81—19	—	—	34	6	40
605—18 ...	"	143—19	—	—	40	14	54

Number of parent family	Colour of parent plant	Field- number	Blue	Violet	Bluish red	Pure red	Total
605—18 ...	Bluish red	145—19	—	—	49	20	69
		147—19	—	—	30	10	40
606—18 ...		180—19	—	—	55	11	66
		182—19	—	—	29	13	42
607—18 ...		200—19	—	—	17	6	23
608—18 ...	»	229—19	—	—	55	10	65
	»	230—19	—	—	47	17	64
609—18 ...	»	249—19	—	—	43	17	60
Total			—	—	507	157	664
605—18 ...	Pure red	153—19	—	—	—	10	10
606—18 ...		188—19	—	—	—	63	63
Total			—	—	—	73	73

TABLE 24.  $F_4$  of the cross bluish red  $\times$  violet n:r 9.

Number of parent family	Colour of parent plant	Field-number	Blue	Violet	Bluish red	Pure red	Total
92-19 .....	Blue	299-20	22	1	4	2	29
	»	301-20	26	8	4	2	40
	»	302-20	22	3	4	6	35
	»	312-20	23	2	2	3	30
	»	315-20	27	2	4	4	37
	»	319-20	25	1	4	5	35
	»	321-20	18	5	5	1	29
	»	322-20	23	5	4	4	36
	»	326-20	18	1	1	6	26
Total			204	28	32	33	297
92-19 .....	Blue	324-20	9	8	3	—	20
	Blue	303-20	22	—	—	—	22
	»	309-20	32	—	—	—	32
	»	310-20	23	—	—	—	23
	»	314-20	24	—	—	—	24
	»	316-20	46	—	—	—	46
	»	317-20	50	—	—	—	50
	Total		197	—	—	—	197
	Blue	292-20	29	5	—	—	34
92-19 .....	»	300-20	21	5	—	—	26
	»	313-20	30	9	—	—	39
	»	318-20	19	2	—	—	21
Total			99	21	—	—	120



Number of parent plant	Colour of parent plant	Field-number	Blue	Violet	Bluish red	Pure red	Total
92-19 .....	Blue	311-20	19	—	9	—	28
		325-20	20	—	6	—	26
		Total	39	—	15	—	54
	Violet	327-20	—	24	—	—	24
	Violet	328-20	—	20	—	6	26
	Bluish red	330-20	—	—	31	—	31
		331-20	—	—	21	—	21
		332-20	—	—	60	—	60
		335-20	—	—	47	—	47
		Total	—	—	159	—	159
	Bluish red	334-20	—	—	18	5	24

TABLE 25.  $F_2$  of the cross bluish red  $\times$  tinged blue n.r 10.

Colour of parent plant	Field-number	Blue	Tinged blue	Bluish red	Tinged red	Total
Slightly diluted blue	614-18	8	11	8	2	29
	615-18	22	9	12	2	45
	616-18	47	12	21	2	82
	Total	77	32	41	6	156

TABLE 26.  $F_3$  of the cross bluish red  $\times$  tinged blue n.r 10.

Number of parent family	Colour of parent plant	Field-number	Blue	Tinged blue	Bluish red	Tinged red	Total
616-18 ... {	Blue	303-19	26	—	—	—	26
		305-19	38	—	—	—	38
		Total	64	—	—	—	64
615-18 ... {	Blue	286-19	18	6	10	—	34
		287-19	28	2	6	2	38
		298-19	38	15	9	—	62
		299-19	16	6	4	1	27
		301-19	29	18	13	—	60
	Sl. dil. blue	306-19	28	14	15	—	57
		307-19	35	23	17	3	78
		309-19	21	8	9	—	38
		312-19	21	6	7	—	34
		313-19	9	8	4	1	22
		315-19	34	15	8	—	57
		Total	277	121	102	7	507

Number of parent family	Colour of parent plant	Field- number	Blue	Tinged blue	Bluish red	Tinged red	Total
616—18 ...	Sl. dil. blue	311—19	66	19	—	—	85
614—18 ...	Blue	279—19	22	—	9	—	31
615—18 ...	»	288—19	20	—	5	—	25
616—18 ...	»	302—19	19	—	5	—	24
	»	304—19	17	—	6	—	23
	Total		78	—	25	—	103
615—18 ...	Tinged blue	291—19	—	22	—	—	22
	»	293—19	—	43	—	—	43
	Total		—	65	—	—	65
616—18 ...	Tinged blue	316—19	—	48	—	21	69
	»	317—19	—	60	—	24	84
	Total		—	108	—	45	153
616—18 ...	Bluish red	318—19	—	—	33	—	33
	»	322—19	—	—	51	—	51
	Total		—	—	84	—	84
614—18 ...	Bluish red	283—19	—	—	14	6	20
615—18 ...	Tinged red	297—19	—	—	—	3	3

## LITERATURE CITED.

1. BAUR, E. 1910. Vererbungs- und Bastardierungsversuche mit *Antirrhinum*. Zeitschrift f. ind. Abst. u. Vererb.-lehre. Bd III.
2. — 1914. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. 2. Auflage. Berlin.
3. BRIDGES, C. B. 1914. The chromosome hypothesis of linkage applied to cases in sweet peas and *Primula*. American Naturalist, Vol. XLVI.
4. COLLINS, G. N. 1912. Gametic coupling as a cause of correlations. American Naturalist, Vol. XLVI.
5. EMERSON, R. A. 1916. The calculation of linkage intensities. American Naturalist, Vol. L.
6. FRUWIRTH, C. 1915. Versuche zur Wirkung der Auslese. Zeitschrift f. Pflanzenzüchtung. Bd III.
7. — 1919. Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung. Bd III. 3. Aufl. Berlin 1919.
8. GOLDSCHMIDT, R. 1920. Die quantitative Grundlage von Vererbung und Artbildung. Votr. u. Aufs. Entwickl.-mech. d. Org. Berlin, Springer H. 24.
9. HARZ, C. D. 1885. Landwirtschaftliche Samenkunde. Berlin 1885.
10. HERIBERT-NILSSON, N. 1918. Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung *Salix*. Lunds Universitets festskrift. N. F. Avd. 2. Bd 14.
11. KAJANUS, B. 1912. Die Samenrassen von *Lup. angustifolius* L. und *Lup. luteus* L. Zeitschrift f. ind. Abst. u. Vererb.-lehre. Bd VII.
12. KELLY, J. P. 1920. A genetical study of flower form and flower colour in *Phlox Drummondii*. Genetics Vol. 5.
13. MORGAN, T. H., STURTEVANT, A., MULLER, H. J., BRIDGES, C. B. 1915. The Mechanism of Mendelian Heredity. Newyork 1915.
14. MULLER, H. J. 1916. The mechanism of crossing-over. American Naturalist L.
15. SCHIEMANN, E. 1915. Neuere Arbeiten über Bildung der Blütenfarbestoffe. Zeitschrift f. ind. Abst. u. Vererb.-lehre. Bd XIV.
16. TAMMES, T. 1916. Die gegenseitige Wirkung genotypischer Faktoren. Rec. d. travaux bot. Néerlandais. Vol. XIII.
17. VESTERGAARD, H. A. B. 1919. Iagttagelser vedrørende Arvelighedsforhold hos Lupin, Hvæde og Byg. Tidsskrift for Planteavl. Bd 26.
18. WHELDALE, M. 1916. The anthocyanin pigments of plants. Cambridge 1916.
19. WILLSTÄTTER, R. and co-workers. 1913, 1915. Untersuchungen über die Anthocyane. Liebigs Ann. Chem. 401, 408, 412.
20. YULE, UDNY, G. 1900. On the association of attributes in statistics. Phil. Transact. Royal Soc. of London 1900. Ser. A. Vol. 194.



# SELEKTIVE VERSCHIEBUNG DER GAMETENFREQUENZ IN EINER KREUZUNGSPOPULATION VON ROGGEN

VON NILS HERIBERT-NILSSON

WEIBULLSHOLM, LANDSKRONA

---

WÄHREND meiner züchterischen Arbeit mit Roggen in Weibullsholm fand ich im Jahre 1913 unter den Nachkommenschaften einzelner Pflanzen eine (122—1913), die einen grossen Prozentsatz einer scharf abweichenden Variante zeigte. Sie war dadurch sehr auffallend, dass sowohl Stengel, Blätter als Ähren vollkommen ohne den sonst immer bei Roggen zu findenden Wachsüberzug waren, wodurch die Pflanzen ein wildgrasähnliches Aussehen erhielten. Die Stengel hatten ungefähr die dunkelgrüne Farbe von *Triticum repens*. In dem betreffenden Bestand wurden sämtliche bereiften Pflanzen vor der Blüte beseitigt, sodass die Kreuzung nur zwischen den unbereiften Pflanzen stattfand. Die Eigenschaft erwies sich im folgenden Jahre als konstant. Da der unbereifte Typus so selten ist, dass ich ihn während meiner züchterischen Arbeit nur zweimal gefunden habe und da er sonst nur einmal früher von VILMORIN getroffen worden ist, da er ausserdem zu gewöhnlichem bereiftem Roggen rezessiv ist, habe ich ihn für sehr geeignet als Indikator bei Versuchen über den Vizinismus des Roggens gefunden. Über derartige Versuche habe ich schon berichtet (Zeitschr. für Pflanzenzüchtung 1917).

In dem erwähnten vor der Blüte auf wachsfreie Pflanzen selektierten Bestand wurde bei der Reife eine Pflanze (122 b—13) wegen ihrer kurzen Halme als Elitepflanze ausgewählt, und die Körner dieser Pflanze wurden im Herbst in einem Weizenfeld von anderen Nachkommenschaften räumlich isoliert ausgesät. Da der Boden ungeeignet war, erhielt ich nur 5 Pflanzen. Später im Herbst wurde von einem Nachbar ein Roggenfeld nur 20 m von diesen Pflanzen entfernt ausgesät. Die Indikatorpflanzen wurden deshalb bei der Roggenblüte 1914 nicht nur unter sich, sondern auch von dem Felde mit gewöhnlichem, bereiftem Roggen bestäubt. Die Nachkommenschaft der Indikatorpflanzen ergab deshalb 1915 auf 39 Nachkommen 14 Vizinisten, die also aus Kreuzung mit dem Roggenfelde stammten.

Vor der Blüte wurden alle Indikatoren ausgemerzt. Nur die Vizinisten kreuzten sich also bei der Blüte. Diese repräsentierten die  $F_1$  einer Kreuzung Indikator  $\times$  Bereift, wo zwar die bereiften Väter wohl ebenso viele als die  $F_1$ -Pflanzen waren. Falls aber die Differenz eine monohybride wäre, würde ja dies keine Komplikation herbeiführen, sondern man könnte eine normale Spaltung in  $F_2$  erwarten. Diese trat auch ein, indem  $F_2$  aus 296 bereiften Pflanzen und 96 Indikatoren bestand. Da die Erwartung  $294 : 98 \pm 8,57$  für eine monohybride Spaltung ist, ist die Übereinstimmung zwischen Gefundenem und Erwartetem sehr gut. Obgleich die Eltern sehr verschiedene habituelle Typen repräsentierten, indem die Indikatorpflanze eine feinhalmige und feinährige, schwachhalmige Pflanze aus dem Brattlingsborgsroggen war, die Väter starkhalmige, grobhährige und steifhalmige Pflanzen aus dem Petkuserroggen waren, und obgleich die Bereifung eine Eigenschaft ist, der oft grosse oekologische Bedeutung zugemessen wird, verläuft jedoch die Spaltung ganz regelrecht. Unter den Kulturverhältnissen scheint also die Bereifung, jedenfalls bei dem Roggen, keinen selektorischen Wert zu haben.

$F_2$			$F_3$				$F_4$				
A	a		A	A	a		A	A	A	a	
A	AA	Aa	A	AA	AA	Aa	A	AA	AA	AA	Aa
a	aA	aa	A	AA	AA	Aa	A	AA	AA	AA	Aa
			a	aA	aA	aa	A	AA	AA	AA	Aa
							a	aA	aA	aA	aa

Spaltung: 3:1			Spaltung: 8:1			Spaltung: 51:1				
Gameten-	frequenz nach der Eliminie- rung)	= 4:2 = 2:1	Gameten-	frequenz nach der Eliminie- rung)	= 12:4 = 3:1	Gameten-	frequenz nach der Eliminie- rung)	= 24:6 = 4:1		

Die exakte Spaltung führte mich auf den Gedanken, einen rationalen Versuch mit Eliminierung der Rezessiven durch mehrere Generationen auszuführen, um festzustellen, ob die Zahlenverhältnisse mit den theoretisch zu berechnenden übereinstimmen würden. Nach Mendels Regel muss ja die Spaltungszahl der  $F_2$  bei freier Durchein-

anderkreuzung des  $F_2$ -Bestandes in den folgenden Generationen konstant dieselbe bleiben, falls die verschiedenen Spaltungskomponenten gleich vital sind. Aber hieraus folgt auch, dass man die Spaltungszahl durch das Ausmerzen eines bestimmten Komponenten allmählich verschieben könnte. Denn durch die selektive Eliminierung z. B. der rezessiven Klasse wird die Gametenfrequenz zwischen Dominanten und Rezessiven in ein ganz neues Zahlenverhältnis überführt, was auch ein ganz neues aber konstantes Zahlenverhältnis in bezug auf die Spaltung der nächsten Generation verursachen muss.

Theoretisch muss ein Versuch mit allmählicher und vollständiger Eliminierung der Rezessiven einer monohybriden Spaltung in einem fremdbestäubenden Bestand so ausfallen, wie die Spaltungsquadrate S. 365 veranschaulichen.

Die Gametenfrequenz erhält man, weil die Homozygoten Gameten im Verhältnis 2 : 0, die Heterozygoten im Verhältnis 1 : 1 bilden, durch Summierung der beiden Allelomorphen je für sich, nach Abrechnen der rezessiven Kombination (in den Quadraten fett eingeraht). Die Gametenfrequenz nach Eliminierung der Rezessiven in  $F_2$  wird der Spaltungszahl der  $F_3$  zu Grunde gelegt u. s. w. Diese Gametenfrequenz ist, wie aus den Spaltungsquadraten hervorgeht, in  $F_2$  2 : 1, in  $F_3$  3 : 1, in  $F_4$  4 : 1 u. s. w. Die allgemeine Formel wird also für diese in einer bestimmten Generation  $n$  : 1. Die neuinduzierten Spaltungszahlen sind in  $F_3$  8 : 1, in  $F_4$  15 : 1 u. s. w. Aus diesen lässt sich die allgemeine Spaltungsformel  $n^2 - 1$  : 1 berechnen.

Mein Versuch mit Eliminierung der Rezessiven hat dieses Jahr schon  $F_7$  erreicht. Das Resultat ist in der Tabelle 1, S. 367 zusammengestellt worden. In der zweiten Kolumne sind die theoretischen Spaltungstypen jeder Generation angegeben, in der letzten Kolumne sind die entsprechenden Prozentzahlen für die rezessive Klasse angegeben, die eine bessere Übersicht des rein züchterischen Erfolgs des Versuches geben.

Aus der Tabelle geht hervor, dass die theoretisch berechneten Spaltungen auch sehr schön auftreten. Die Spaltungszahlen sind ganz auffallend gut, indem sie in keinem Falle ausserhalb des einfachen mittleren Fehlers fallen. Da die Spaltungspopulationen gross sind, müssen die Versuche als ganz einwandfrei betrachtet werden. *Die Versuchsreihe zeigt also, dass man durch successive Eliminierung der Rezessiven die Gametenproportionen verschieben und neue Spaltungszahlen induzieren kann, aber die Spaltung, die man laut Mendels Regel theoretisch erwarten muss, tritt bei der Gametenverteilung in der*



*Population ebenso klar und exakt hervor wie bei der Gametenverteilung innerhalb einer selbstbestäubenden Pflanze. Aus dem Versuch geht die Konstanz der Gametenverteilung auch bei sukzessiver Verschiebung der Gametenproportionen hervor. Natürlich wäre nichts anderes zu erwarten, und der Versuch ist deshalb nur eine experimentelle Bestätigung theoretischer Voraussetzungen, die aber, da sie als Grundlage der Züchtung fremdbestäubender Pflanzen betrachtet werden müssen, eine empirische Verifizierung wohl auch einmal brauchen. Man könnte ja meinen, dass wohl die Gameten in den theoretischen Verhältnissen an jeder Pflanze für sich gebildet werden, dass aber durch die modifikativ ungleiche Kräftigkeit der Pflanzen*

TABELLE 1.

*Spaltungszahlen nach sukzessiver Rezessiveliminierung durch sechs Generationen des  $F_1$ -Bestandes 424—1915.*

Deszendenz	Theoretisch erwarteter Spaltungstypus	S p a l t u n g s z a h l					ProzentRezessiver	
		Gefunden		Erwartet		Mittlerer Fehler	Gefunden	Erwartet
		mit Wachs	ohne Wachs	mit Wachs	ohne Wachs			
$F_1$	1:0	14	—	—	—	—	—	—
$F_2$	3:1	296	96	294	98	$\pm 8,57$	24,7	25,0
$F_3$	8:1	337	39	334,33	41,67	$\pm 6,09$	11,6	11,1
$F_4$	15:1	1273	88	1275,94	85,06	$\pm 8,93$	6,5	6,3
$F_5$	24:1	350	17	352,32	14,68	$\pm 3,75$	4,6	4,0
$F_6$	35:1	783	19	779,73	22,27	$\pm 4,65$	2,4	2,8
$F_7$	48:1	1313	24	1309,72	27,28	$\pm 5,17$	1,8	2,0

jedoch die Spaltungszahlen des Bestandes beträchtlich verschoben werden könnten. Mein Versuch zeigt, dass die grossen Schwankungen in bezug auf die Grösse der Pflanzen und folglich auch in bezug auf die Gametenproduktion, die in einem Bestand immer zu finden sind, sich jedoch ganz ausgleichen, jedenfalls falls die Bestände gross sind. Die Population spaltet ganz wie eine riesengrosse Pflanze.

Da ich 1916 noch nicht wusste, ob die Bestäubung des oben behandelten Indikatorbestandes von einheitlichen Vätern ausgeführt worden war, führte ich in diesem Jahre mit dem oben erwähnten Ziel auch eine artifizielle Kreuzung zwischen einer Indikatorpflanze und einer stark bereiften Pflanze aus der Weibullsholmerzüchtung Sturmroggen aus. Die letzterwähnte Sorte weicht von Petkuserrog-

gen, der bei der oben behandelten Kreuzung die Vaterpflanzen lieferte, durch kürzere und steifere Halme und etwas kürzere Ähren ab. Die Differenz zwischen Indikatorroggen und Sturmroggen ist noch grösser als zwischen Indikator und Petkuser. Das Ausfallen dieser Versuchsreihe, die dieses Jahr die  $F_5$  erreicht hat, geht aus Tabelle 2 hervor.

Die Tabelle zeigt, dass auch in dieser Deszendenzserie die gefundenen Zahlenverhältnisse gut mit den theoretischen übereinstimmen. Zwar sind die Verhältnisse nicht so ausserordentlich schön wie in der oben erwähnten Serie, aber in keinem Falle gehen sie ausserhalb des doppelten mittleren Fehlers. Auch diese Spaltungen können deshalb

TABELLE 2.

*Spaltungszahlen nach sukzessiver Rezessiveliminierung durch vier Generationen des  $F_1$ -Bestandes 431—1917.*

Deszen- denz	Theore- tisch er- warteter Spaltungs- typus	S p a l t u n g s z a h l					Prozent Rezessiver	
		Gefunden		Erwartet		Mittlerer Fehler	Gefun- den	Erwartet
		mit Wachs	ohne Wachs	mit Wachs	ohne Wachs			
$F_1$	1:0	10	—	—	—	—	—	—
$F_2$	3:1	464	155	464,25	154,75	± 10,77	25,0	25,0
$F_3$	8:1	832	119	845,33	105,67	± 9,69	12,5	11,1
$F_4$	15:1	775	57	780	52	± 6,98	6,9	6,3
$F_5$	24:1	1481	50	1469,76	61,24	± 7,67	3,3	4,0

als ganz gesichert betrachtet werden und verifizieren noch stärker die Konstanz der Gametenverteilung bei sukzessiver Eliminierung der Rezessiven. Auch die  $F_2$  dieses Versuches zeigt, dass die Indikatoren, obgleich unbereift, ebenso vital wie die bereiften Roggenpflanzen sind. Natürlich ist es dann auch zu erwarten, dass die Indikatorheterozygoten vollkommen vital sein werden, wie auch die späteren Generationen demonstrieren.

Von züchterischem Gesichtspunkte ist es bemerkenswert, wie schnell der Prozentsatz an Rezessiven durch die Selektion in den ersten Generationen abnimmt. In  $F_3$  ist er nur 11 % gegen 25 % in  $F_2$ , in  $F_4$  nur 6 %, in  $F_7$  2 %. In  $F_{10}$  ist er 1 %, aber dann fällt er fast unmerklich, sodass er in  $F_{20}$  noch 0,25 % ist. Während der ersten 10 Generationen fällt das Rezessivprozent also 24 %, während der

nächsten 10 Generationen nur 0,75 %. Aber schon nach 10 Generationen kann ein Bestand praktisch genommen als einheitlich betrachtet werden, speziell falls es mehr habituelle Differenzen wie Blatttypus oder Blattfarbe, Ährenform oder Ährenlänge und derartige Differenzen gilt. In diesem Falle hat man schon in  $F_5$  ziemlich ausgeglichene Bestände. Bei mehr auffallenden Differenzen wie Schartigkeit und Halmlänge tut man besser, neue Elitepflanzen zu entnehmen und die Nachkommenschaften räumlich zu isolieren.

---



# THE RACE PROBLEM OF THE ROMAN EMPIRE

BY MARTIN P. NILSSON

LUND

---

THE fall of the Roman Empire is the greatest tragedy of history. States have been wiped out and peoples crushed before and since, but the fall of the Roman Empire implied also the fall of the only great and world-wide culture that existed before that to which we belong. Humanity returned to much more primitive conditions of social and economic life, not to speak of education and culture.

Different causes of the rapid disappearance of the glory that was Rome have been sought for. They need not be discussed here. There is more than one cause, and it will be difficult and misleading to reduce them to a single and common formula. That there is also a problem of the biological order was first pointed out by Professor SEECK<sup>1</sup>. His views are an outcome of the typical popular Darwinism of the time in which he wrote. The cruelty and suspiciousness of the emperors removed and killed all persons who, by their mental qualities, capacity, and energy, raised themselves above the average. Through an artificial, inverted selection independence and originality were stamped out and a servile people bred. The possibility of such a process cannot be denied but to attain to any result it would have to be carried out on a large scale and over a protracted period, since the population of the Empire is considered to have amounted to about 100 millions<sup>2</sup>. Proportionally to this, the number of the victims of the emperors' cruelty was very small, and their extinction cannot have had any considerable effect on the stock of the population of the Empire. In reality the thesis of Professor SEECK cannot be maintained. But the problem is there, and I think that it can be approached more safely in the light of modern research.

There are great innate differences between the races of humanity: some have more natural ability than others. Sometimes it has been the fashion to deny this, and to contend that a people with all its peculiarities is the result of its environments, the *milieu*, and the

country. Facts show that this is manifestly erroneous. What was the American continent before its discovery, and what has it become since its occupation by the European peoples? The country around the Hebrus is much the same as that around the Axios, yet the Macedonians created a great empire, while the Thracians were hardly able to form a state at all, although HERODOTUS says that the Thracians and the Indians were the greatest peoples of his time. The natural features of Southern Italy and Sicily are very similar to those of Greece, but the original inhabitants of these countries created no culture; the Greeks brought it to them. The Greek people, not the Greek country, created the culture which is and ever will be the basis of Western civilization<sup>3</sup>.

The hereditary dispositions of different races are very different, although we cannot yet grasp these distinctions in detail. There are hereditary dispositions of greater and lesser value. There are dispositions which enable a people to organize a state and create a culture. In ancient times the Greeks and the Romans did this, and only they on a large scale. They were the peoples that created ancient civilization and the Roman Empire; the fate of these depended on them.

I have not here to speak of civic problems or problems of culture. It is well known that the different rights of the inhabitants of the Empire were levelled down, and that the Greco-Roman culture spread throughout all the provinces. The question was whether the Romans were to raise the provincials to their level and assimilate them with themselves or to be assimilated by the provincials, which would include a levelling down of the culture. In the first two centuries the process was in general the former, in the later centuries it was inverted. With this we must not confound the superficial diffusion of the Latin language, which at last embraced the whole of western Europe. For a discussion of this question I refer to my forthcoming book on the Roman Empire<sup>4</sup>, and turn now to the biological problem which lies at the basis of the problem of cultures.

If the Romans were to assimilate the provincials with themselves, the foremost condition was a sufficient multiplying of their numbers, i. e. a sufficiently high birth-rate. The Romans had once before carried through a similar task on a smaller scale — the Romanising of Italy. Roman colonies were spread throughout the whole country, the Roman people multiplied in numbers, the almost unlimited supply of soldiers from the colonies gave Rome the victory over the superior genius and strategy of HANNIBAL. After the Social war the kindred

Oscan-Umbrian tribes, and soon afterwards the Celts of the Po valley, were merged in the Roman nation and enlarged and invigorated it. The new task, the Romanising not of a single country but of the Empire, of a world, was gigantic and needed a proportionately increasing birth-rate.

But this scheme failed. We see in our own days how the fall of the birth-rate commences in the upper classes and soon spreads down to the lower. This decline seems to be common to all high culture, at least the same phenomenon appeared among the civilized populations of the Empire, the Greeks and the Romans. As to Greece the statements of POLYBIUS and PLUTARCH are well-known. POLYBIUS says, in the middle of the second century B. C., that childless marriages were common and that the population was diminishing, although neither pestilence nor war had checked the increase. PLUTARCH, at the end of the first century A. D., states that the whole of Greece would not be able to raise the 3,000 soldiers that the little town of Megara had sent to the battle of Salamis.

For Rome and Italy the testimony is abundant that the birth-rate declined during the earlier years of the Empire. In the country the decline reached back into the Republican age, and was connected with agrarian problems. The class of small farmers, from which Rome had once drawn her irresistible armies, was expelled by the formation of great estates cultivated by slaves. This is once of the best known features of that age.

The bonds of matrimony were slackened, the birth and education of children were felt to be burdensome. In ancient times the parents had a right to expose children whom they did not desire to educate. Where the supply of food is scarce among primitive peoples this may be excused. Among a civilized people, when economic egotism has obliterated the natural feelings of the parents, it is nothing but legalized infanticide. This stain on ancient culture, however, did not have any considerable influence on the number of the population. Most of the exposed babies were picked up by slave-hunters; they lived, though in the debased condition of slaves. A more important feature was that the educated classes were decimated in this manner. The ancients also knew other less revolting means of checking the birth-rate, the effect of which may safely be supposed to have been much greater. These expedients are often mentioned in the medical literature of the period, and many seem to have looked on them as some extreme feminists do to-day<sup>5</sup>.



A curious circumstance shows how common childlessness was among the upper classes. This was the competition for inheritances, which the moralists satirized and thundered against in vain. It was not only a literary commonplace but a very real evil. The philosopher *SENECA* writes to a mother who had lost her only son that in these times childlessness contributes to the importance of a person rather than deprives him of it. Even the legislation was put in action against the annoyance<sup>6</sup>.

Much more important are the legal means used to raise the birth-rate. The first emperor, *AUGUSTUS*, in spite of an embittered resistance, enacted the famous laws which enforced every Roman of noble birth between 25 and 60 years to be married, or at least engaged<sup>7</sup>. The irony of fate willed that both the consuls who gave the law their names were unmarried. Parents of three and more children had valuable prerogatives, especially in regard to the higher offices in the state. Unmarried persons were deprived of the privilege of visiting the circus and the theatres and could not receive legacies, childless legatees were deprived of half their inheritance. These means were more drastic than any that have been imagined in our times, but they were of no avail.

The decline of the birth-rate begins in the upper classes, and *AUGUSTUS* had perhaps thought that if it could be checked there the example would influence the lower classes. But he also tried to support poor families with a flourishing crowd of children. He used to present them with 1,000 sesterces for every child. An inscription of the small town of *Atina* in *Latium* recounts that a certain *BASILIA* has given to the town a fund of 400,000 sesterces in order that the children of the inhabitants may receive corn for their food and at the age of puberty a sum of 1,000 sesterces each to set them up in life. This is the first example of the means by which the emperors later on tried to raise the birth-rate of the people in Italy. In reality it is liberating the parents from the cost of feeding the children and transferring this to public funds. The emperors *NERVA* and *TRAJAN* in particular carried out this scheme on a large scale, and patriotic private persons helped them with great gifts. *PLINY* the younger, for example, gave half a million sesterces to his native town of *Comum* for this purpose. The later emperors of the second century vigorously carried out the work and created a staff of supervising officers<sup>8</sup>. It must be acknowledged that those in authority recognized the evil and did their utmost to check it. In proportion to the finances of the

time, the use of these funds which were destined to raise the birth-rate of the Roman population is the greatest social measure that history records. It failed, however. In the hardships of the third century the funds diminished and finally disappeared.

In some cases it is possible to show whence the men came who took the places of the Roman elements of the population. The old Roman nobility had been severely dealt with in the proscriptions at the end of the Republic. AUGUSTUS tried earnestly to save what was left, but without success. The old families died out in the first century A. D.<sup>9</sup>. The correspondents of PLINY the younger do not bear the old famous names. In their stead provincials enter the senate, at first from the most Romanised provinces, Southern Spain (Baetica), South-East France (Gallia Narbonensis), later on from Africa (Tunis), and Asia Minor. The first consuls who originated from Spain appear in the last years of the Republic and were followed by several others during the first century A. D., the first consul from Gallia Narbonensis is found in the reign of TIBERIUS, the first from Africa and Syria in the reigns of VESPASIAN and DOMITIAN respectively. From TRAJAN onwards even the emperors were provincials. TRAJAN and his successor HADRIAN were Spaniards, ANTONINUS PIUS belonged to a Gallic and MARCUS AURELIUS to a Spanish family. SEPTIMIUS SEVERUS was a native of Africa, his successors were Syrians. It was difficult for a man belonging to the Greek portion of the Empire to attain a high position, because a knowledge of Latin and Roman law was needed for this, and such a knowledge was not common in the East, which prided itself on its own ancient culture. Nevertheless after the reign of HADRIAN numbers of Orientals appear in high places; the western world seems almost to be worn out.

The army was not great in proportion to the population of the Empire — in the first two centuries about 300,000 men, while the inhabitants of the Empire are considered to have amounted to 70—100 millions — but it played a very important part in the shifting of the population. In the order created by AUGUSTUS half the army, the legions, was to be recruited among the Roman citizens, the other half, the so-called auxiliary troops; among the provincials, who after their discharge received the citizenship. In this manner many provincials and their descendants became Roman citizens. AUGUSTUS determined that the legions were to be recruited from Italy and the oldest colonies of Roman citizens in the provinces, and the *élite* troops — the praetorians — from certain districts of middle Italy, which had pre-

served the purest Roman blood. This principle, however, could not be maintained. In the first century more and more citizens from the provinces penetrated into the legions, and recruits from all parts of Italy were found among the praetorians. The old recruiting districts became more and more deficient. HADRIAN inverted the principle as to the recruiting of the legions: from his time they were recruited from the districts where they camped, i. e. the borders of the Empire, where civilization, except for what was brought by the army, was at its lowest. SEPTIMIUS SEVERUS dissolved the old Italian body of praetorians and created a new one recruited from the legions. In this manner the army was barbarized and in the third century the way to any leading post was through the army<sup>10</sup>. From the time of MAXIMINUS THRAX the emperors were barbarians, many of them Illyrians; in all probability they belonged to the refractory people that we know in our time as Albanians. They turned the Empire upside-down in the third century, but the vigour of these emperors did at last create order. The lack of recruits, however, was not due entirely to the diminishing number of the civilized population: here the deep-rooted pacificism of the age also made itself felt; but it vigorously contributed to the immixture of barbarians and provincials in the governing classes. From the time of DIOCLETIAN the best bodies of troops were recruited from the Germans within and without the borders of the Empire.

The mixed character of the population of the capital is attested by many ancient authors. We can hardly imagine the extent of the admixture; only Constantinople, the most cosmopolitan city of the world, can give us an idea of it. CICERO calls Rome a city created by the confluence of the nations, four centuries later the emperor CONSTANTIUS wondered at the haste with which all the peoples flowed together to Rome. LUCAN, the poet and friend of NERO, says that Rome was populated not by its own citizens but by the scum of the world. The Oriental element seems to have been very conspicuous. A famous passage in JUVENAL states that the poet cannot like this Graecised Rome, but that the least part of the scum is composed of Greeks: the Syrian Orontes has flowed into the Tiber, with foreign languages and foreign manners.

The Jewish population was considerable. In the year 4 B. C. it is said that 8,000 Jews accompanied a deputation to the Emperor. TIBERIUS turned them out and deported 4,000 to Sardinia, but when CLAUDIUS some years later wished to do the same, they had become



so numerous that the plan could not be carried out. In the eastern provinces the Jews were very numerous, in Egypt they are considered to have amounted to the eighth or seventh part of the population, in Cyrenaica and Cyprus they were killed by hundreds of thousands in the pogroms, in Asia Minor and Southern Italy they were numerous, in Africa, Spain, and Southern France not few. But after the fall of Jerusalem and the great rebellion in the reign of HADRIAN the Jews separated themselves from the rest of the population; hence their importance in the mixture of the races was not so great.

In ancient times the Jews were not merchants and bankers as now. This position was occupied by the Syrians. In the last two centuries B. C. we find many Italian merchants in the East. They were especially bankers and slave- and corn-merchants, and their trade depended on the power of Rome. But when the abuses in the provinces were repressed by the emperors, the Italians disappeared and their places were taken by the provincials. The real merchants were the Syrians, who had important factories in Italy and who appear in every province. They were numerous e. g. in Gaul, where even in the sixth century they were organized into separate Christian churches, at least in Paris and Orleans. SALVIAN mentions the hosts of Syrian merchants who have inundated all the towns and think only of lies and falsehood. The merchants of Italy were not Romans by birth. They were enfranchised slaves, who in this manner had obtained the citizenship<sup>21</sup>.

The enfranchisement of slaves is a very important cause of the alteration of the population; it took place on a large scale. It was a point of honour for a noble or wealthy Roman to enfranchise his slaves, at least when he made his will. AUGUSTUS regulated the enfranchisement. The number of slaves which it was permitted to enfranchise was regulated according to the number of slaves which a man possessed, but was in no case permitted to exceed one hundred. The freedmen were in a socially inferior position, but their descendants attained the full citizenship and their grandsons might even become senators. A discussion that took place in the senate in the reign of NERO is very illuminating. It was said that the enfranchised slaves were numerous, they crowded the tribunes and the inferior positions in the state, most of the knights and many of the senators were descendants of freedmen. If the freedmen were turned out, there would be a lack of free citizens.

The freedmen formed a very important part of the population in the earlier centuries of the Empire. It is a burning question whence they originated. A preliminary matter is, which slaves were enfranchised? Those, naturally, who personally attended on their masters and had charge of his business. The slaves of the farms were not valued much more than the beasts of burden and had little better prospect of being enfranchised. For attending on the master and managing his business no mere barbarians were fit; some civilization, such as was found among the able Orientals, was required.

An examination of the statements of the inscriptions concerning the nationalities of the slaves shows that this is true. They corroborate the old saying that the Syrians were a people of born slaves. Most numerous after the Syrians are the Graecised inhabitants of Asia Minor and the Jews. More than half the workers of the Italian potteries have Greek or Oriental names<sup>12</sup>, and the names of the artisans of other crafts convey the same impression. Next in numerical importance come the Egyptians and Ethiopians, but in the case of these peoples the external differences were so great that they never became so perilous as the other races mentioned. In Europe no people was predestined to slavery, although some, but not many, slaves originated from European countries. The barbarians of Europe went into the army instead. For instance only two Pannonians are mentioned as slaves, but men of this race crowded into the army<sup>13</sup>. The importation of slaves and the enfranchisement brought in Orientals more especially, and to this fact is largely due the orientalism which is a prominent feature of the later Empire.

There is yet another source for the alteration of the folk-stock, which did not have such an immediate effect as the enfranchisement of slaves but which must in the end have been of considerable importance, viz. the transplantation of whole tribes from beyond the northern frontiers into the Empire. AUGUSTUS' general, AGRIPPA, had already transplanted the German Ubii from the right to the left bank of the Rhine. Some years later 40,000 Sugambrians and Suebians were settled in Gaul, and 50,000 Dacians were brought from the districts north of the Danube into Thracia. In the reign of NERO great hosts with chiefs, wives, and children — it is said to the number of 100,000 — were brought over the frontier from the same districts. When MARCUS AURELIUS had conquered the Marcomannians and the Quades he settled those peoples in great masses in the Empire — in Dacia, Pannonia, Mysia, the Roman Germany, and even in Italy.

These settlers did not attain to the citizenship; they became something like serfs and in a later age contributed considerably to the army.

Professor SEECK contends that this invasion of Germans caused an important change<sup>14</sup>. The western part of the Empire was Germanised and the birth-rate commenced to increase, he says. In the wars of the third century there is never any mention of a deficiency of recruits, as in former times. He refers to the description of the Gauls by AMMIANUS MARCELLINUS in the fourth century to show that they were Germanised; they were well able to fight, had blue eyes, fair hair and complexion, and were of high stature. But our ideas of the Celts are contrary to the ancient testimonies<sup>15</sup>. As long as the government desired to recruit the army from the civilized population, there was a lack of recruits; that the recruiting should be difficult in the great wars of MARCUS AURELIUS is comprehensible, since pestilence ravaged the Empire. As soon as the emperors determined to recruit the army from the provincials (Pannonians, Illyrians, Africans etc.) there was no lack of recruits. In older times a very small minimum height is given for the recruits, 1.48 m.; in 367 A. D. on the contrary a very high one, 1.63 m., and this is believed to demonstrate a change in the supply of recruits. But the former figure refers to voluntary recruits, of which there was no surplus in these times, the latter to such recruits as landed proprietors had to deliver from their serfs. They were no less anxious to furnish as bad men as possible than the government to get the best men. There is no evidence for a swift change of blood, but the importance of the Germans that were transplanted into the Empire is not to be underestimated. They formed a strong addition to the barbarian population and paved the way for the German occupation at the end of the Empire.

What has been set forth as to this point may convey the impression that an inverted selection took place, and in reality there was something like it. The peoples that had created the ancient culture and the Roman Empire diminished in number, and the gaps were filled up by provincials. This process led to a sinking of the culture, in proportion as the less civilized provincials ousted the old citizens, and lessened the coherence of the Empire, which depended on the people that had created it. But this problem we have not to consider here. The process concerns us directly in so far as the old races were ousted by races of lesser value. This fact may have been of importance, but in view of their later history it is risky to contend that the Semites and the Germans were less able races, and



from these two peoples came the main streams which changed the stock of the population.

The crucial problem is another and is one that is contained within the Empire itself to a far greater extent than may have appeared up to this point. The Roman Empire was a motley of different peoples, races, and languages. This fact has been somewhat obscured because in the West the old languages were ousted by the Latin and died without leaving traces (except the Basque). But this is a superficial matter. The races themselves persisted and took part in the mixing of the peoples, although they changed their languages. It is of the first importance to form a concrete idea of how manifold and deep and great the differences were<sup>16</sup>.

At the commencement of the Empire the population of Italy seemed to be rather homogeneously Roman. It had been Romanised during the last centuries of the Republic, but the old races had not died out, they added their contribution to the population. The Oscan-Umbrian tribes were very closely akin to the Romans and they spoke dialects of the same language, but there were once many other peoples in Italy of different races, in the north Celts, in the north-east and south-east Illyrian tribes, in the south Greeks, besides many native tribes, Oenotrians, Sicanians, Siculians, etc., about whose race we know nothing. The Etruscans played an important part but they are yet an unsolved riddle. The art shows that they had a very marked and peculiar physical type. We can read their language but cannot understand it, all attempts to connect it with any other language having failed; the language died out at the commencement of the Empire. In N. W. Italy and S. E. Gaul we find the great people of the Ligurians, which up to the imperial age preserved in some parts its liberty and its very primitive mode of living. The Ligurian language is lost, the connexions of this people with other races, if it had any, are unknown<sup>17</sup>. The most probable view is that the Ligurians were the original inhabitants of these districts, and were supplanted by the Celts who invaded the Po valley about 400 B. C. Certain students have tried to show that the type of the people and the language of the once Ligurian districts preserve some peculiarities which are supposed to be the last traces of this extinguished race.

Gaul, i. e. France and the Po valley, was so called after the ruling race, the Gauls, who are also called Celts. During ancient times Celtic was the common language of the inhabitants and was spoken even by the noble families. IRENAEUS had to preach in Celtic in

Lyons, about 200 A. D.; it was permitted to use Celtic in writing wills. The language survived at least into the fifth century. The Gauls had to learn Latin with toil and labour.

In France too the Celts were conquering immigrants, who had settled more especially north of the central mountainous region. In the south-eastern parts lived the Ligurians, in the south-western the Iberians. This is another non-Aryan people whose riddle is unsolved, but it seems as though the Iberians were the original inhabitants of these parts of France and Spain. Small Celtic hosts had penetrated into Spain, mixed up with the Iberians, and formed the Celtiberian tribes. In north-western Spain there still survives the Basque language, the only remnant of the pre-Aryan languages of Europe. Its grammatical structure and vocabulary differ totally from those of other languages. It is tempting to connect it with the Iberian language, but the Iberian inscriptions, although not interpreted, do not seem to corroborate this supposition. Hence some students have referred the Basques to the Ligurians, who perhaps also inhabited parts of Spain, others have tried to connect Basque with the Berber language, but the Ligurians are, as to the language, an unknown quantity and the connexion with the Berbers is not warranted by evident facts.

In the British Isles the Celts are immigrants. Consequently we may expect to find here considerable remnants of the older aboriginal inhabitants. Such were e. g. the wild Picts of Scotland, whom the Romans never subjugated. There is a great difference between the two peoples that still speak Celtic languages — the Irish, who often have fair complexions, and the usually small and swarthy Welsh. The supposition at once arises that the Welsh are Celts in language only, and not in race. This theory has been advanced by English scholars, who have tried to find further connexions, e. g. with the Iberians and the native races of North Africa, but without any very certain evidence<sup>18</sup>. The theory is of course opposed to the common idea that the Celts were a swarthy people of small stature, but this is an inference from the modern Frenchman, who is held to be the real descendant of the ancient Celts. It conflicts with all testimonies of ancient literature and art. If we desire to know the physical type of the ancient Celts we must needs follow these indications, and they show unanimously that the Celtic type was much more akin to the Teutonic — blue eyes, fair complexion and hair, high stature, and a ferocious mind. If facts are to speak it must be admitted that the Celtic type in France generally was merged in the original inhabitants, and this is only

natural. It is the usual fate of an invading, conquering people, even if they are able to impose their language on the conquered.

Celtic tribes had also penetrated into Pannonia and the Balkan peninsula, but were too few to acquire very much importance. The inhabitants of Pannonia seem to have been chiefly Illyrians. In Dacia and the eastern Balkan peninsula lived the Getans or Dacians, who belonged to the Aryan race, although they never had any considerable historical importance. Our information here is more than usually scanty and does not admit of any suppositions as to the older inhabitants who may have lived in these countries.

The remaining province of the western part, Africa, is better known. The Punic language survived during the imperial age. Most of the hearers of St. AUGUSTINE understood Punic: it was spoken by the peasants. The church had its difficulties with their language; no one was readily made a bishop who did not know Punic. In the interior lived the Berber tribes, who still retain their peculiar language and racial type.

In the East the position is simple and clear, except in the case of Asia Minor. In Egypt and the Semitic Orient the Greek culture and language had never been more than a thin varnish that was soon worn off. The ethnology of Asia Minor was extremely mixed. No land had been exposed to invaders to such a degree as this<sup>19</sup>. The Empire of the Hittites had been crushed in the twelfth century B. C. by invading Aryan tribes, the Phrygians, but the race survived. It is supposed that it was merged into the Armenians and perhaps partly into the Jews. Lydians, Carians, and Lycians have left inscriptions. An attempt has been made to connect the language of the last-named with the Aryan languages, but with doubtful success. The Lydian language seems to be distinct from others<sup>20</sup>. Later on other Aryan tribes had invaded the land, Thracians in the commencement of the first millennium B. C., and Celts in the middle of the third century B. C. The interior of the country was called Galatia after them. The Hellenising was wide-spread, but in spite of this the old languages survived more vigorously than is generally surmised, and this is also an evidence for the subsisting of the old races. The Mysians, who seem to have been a mixture of Thracians and Lydians, still spoke their own language in the beginning of the fifth century A. D. So also did the famous Isaurian robber tribes at the end of the sixth. The same was the case in Lycaonia; the Phrygian language survived at least into the fifth century<sup>21</sup>. The surface seems to be



Greek, but underneath great racial differences survived, which found an expression in the Christian sects of Asia Minor; their stronghold was the native population of the country.

Our information is scanty and the research is difficult, but the broad outlines which have been sketched above will be sufficient to convey a concrete idea not only of how many races, peoples, and languages were contained in the Roman Empire, but also of how radically different most of them were<sup>22</sup>. Modern Europe is apt to give an erroneous impression. Except for a few unimportant peoples of other races (Finns, Hungarians, Turks and a few others) it seems to present the image of an Aryan population that is separated into different peoples but has sprung from the same source. This is true only as to the languages. The kindred languages cover great racial differences, although new races have developed from the ancient blend of races. The very vivid discussion on the origin and splitting up of the Aryan tongue has obscured the comprehension of the older racial status of Europe. The leading idea is (at least unconsciously) that of an ancient original unity that was differentiated and split up. In the case of the original inhabitants of Europe we must instead of a unity imagine a multiplicity of different races and languages; the latter were ousted by the language of the invading Aryan tribes and died, the races were seemingly merged in their conquerors. The victorious spreading of the Aryan languages put an end to the multiplicity of earlier languages — e. g. Etruscan, Ligurian, Iberian, etc. — and introduced Aryan languages that were kindred with one another. This process was strongly advanced during the Empire: S. W. Europe, which up to this time had spoken non-Aryan tongues, was assimilated. But the enigmatical Basque language still survives as a reminder of what has once been.

It is in this light that the racial problem of the Roman Empire is to be viewed. As long as the peoples of western Europe lived in their old primitive and independent condition the status was rather stable. The Greek colonists were few and the peoples on whose shores they had founded their towns were often openly hostile to them. In Italy the Latin and Oscan-Umbrian tribes pushed out the original inhabitants more and more. The connexions with Greece and the Orient were few. The invading Celtic tribes brought disturbance, but these tribes settled in certain districts. In S. W. France and most of Spain the old races were not disturbed. The invasion must

however have involved a certain mixing up of the races, and this is testified by the name of the Celtiberians. But the culture was little developed, the intercourse was rare, the intruders were not able to absorb the old races, they consolidated themselves within somewhat narrower frontiers. The tribes were independent and hostile to each other. This would have prevented a mixing up of the races on a larger scale, even if the conditions for such a mixing up had existed at all.

Such were the conditions introduced by the Roman Empire. The peace of the Roman emperor, imposed by the Roman government, wiped out the old frontiers. The different tribes were subjected to the same administration and the same culture was opened to them all. The excellent Roman roads favoured the intercourse, while culture, trade, and the needs of the Empire increased it. The mixing up of the different races and peoples of the Empire was begun and increased by all the causes which make the inhabitants of a civilized state move from one part of it to another. What some of these causes were we have shown in the foregoing pages. The men who in former times had lived and died and propagated their kind within the frontiers of their own people were mixed up, as it were, in a great bowl as wide as the limits of the Empire, and peoples from beyond the frontiers were thrown into the same vessel. This is the fundamental fact the importance and consequences of which we have to consider.

It may be said that the problem was whether the less civilized peoples should be merged in the civilized — the Romans and the Greeks, to whom the culture and coherence of the Empire were due — or whether the civilized were to be absorbed by the less civilized. As we have seen, the circumstances were not favourable. The effects upon civilization were very important: the bankruptcy of the civilization and sinking of the general level of culture in the hardships and wars of the bad third century destroyed much more than all the cruelties of the emperors. But it is not our task here to investigate this point. The mixing up of the races involves not only a problem for civilization but also a biological problem, and to this we must now return. I think it may be understood in the new light of recent researches on genetics.

The species man is extremely variable, being surpassed in this respect by only a very few other species. Each race is the product of a historical development, although the history of its development belongs to a time past long ago, which has never been recorded. The

condition for the developing of a race is that a group of men, who may be counted in hundreds or in millions, shall live for a considerable time in at least relative isolation, so that foreign disturbing elements are kept out. If it be supposed that this group originally contained a motley mixture of internal and external dispositions, the natural conditions under the sway of which the group lives will be favourable for some of these dispositions and unfavourable for others. The natural conditions have the same effect as the conscious interference of a breeder trying to produce a certain race of some species of animals, although more slowly and not to the same extent. The effect will be stronger in proportion to the smallness of the group and the intensity of inbreeding. The outcome of this selection depends much more on the dispositions which originally existed and which in the development of the race attain to ascendancy than on the external *milieu*. Why some races are excellently adapted to the natural conditions of life of their country and are yet unable to achieve a higher political and intellectual development, and why on the other hand other races are able to create a culture and a political organization is a riddle which is concealed in the darkest riddle of all, the human mind, the variability of intelligence and volition, for these too are properties which vary with the race. It is only that we cannot grasp them definitely.

Primitive conditions are favourable to this breeding of races. The population is thin and split up into small groups. Intercourse is rare. The tribes are hostile or at least foreign to each other and occupy each a definite district. A fact of profound importance for the development of society and races is the claim to possess the district in which the tribe lives; this seems to be founded in the nature of man, as well of some species of animals. Foreigners who penetrate into the district of the tribe will be expelled or killed. The tribe maintains its purity from foreign elements until the advance of culture introduces slavery, which is first applied to the women. In primitive conditions this occasion of the mixing of the races is of no great extent or importance. Neighbouring tribes are often kindred.

Under primitive conditions we have consequently to expect a multiplicity of characteristically different races, although the differing capacity of different races to maintain themselves in the struggle for life and the combats against other races causes a certain race to spread itself over a wider territory, while the migrations which originate in over-population and an innate desire to wander introduce a foreign



race into a country. If we take these two circumstances into account, we have the status of Europe and Africa before the Roman conquest. In Africa we find Berbers and the immigrant Punics, in western Europe Iberians, Ligurians, the immigrant Celts, and plenty of other races of whom we have no sufficient knowledge. The ethnology of Italy seems to be more varied; our information is here richer. Apart from the old inhabitants and the immigrant Aryans there were the enigmatical Etruscans, who cannot be connected with any other people. The Balkan peninsula and the countries south of the Danube were inhabited by Aryans and perhaps by remnants of an older population. Asia Minor was from very ancient times a melting-pot for many different races. Syria was inhabited by Semitic tribes which the policy of the Assyrians had transplanted and mixed up. In Egypt the old stable race preserved itself, but the mixing up with the foreign masters of the land and immigrants here also caused a mingling of races which may possibly have been an important factor in the trouble and decline at the end of antiquity.

When under the shelter of Roman peace and Roman administration all these races — those mentioned are only the most important of the races known — were mingled with each other, the result was an unlimited bastardizing. Bastardizing conveys perils which cosmopolitanism did not acknowledge but which modern science has shown to be real. The race is a group of men with definite hereditary dispositions which through the above described natural selection have become to a certain degree firm and fixed. There are races of more and lesser value. Bastardizing between two races which differ from each other to more than a certain degree results in the deterioration of the race, at least viewed from the standpoint of the better of the two. The aversion to mixed marriages, e. g. to marriages between Europeans and negroes, is consequently just from a genetic point of view. The danger is yet more insidious if the races are on the one hand so different that the bastardizing involves the peril of a deterioration of the race, but on the other hand do not differ so much in externals that the aversion to mixed marriages makes itself felt. This aversion is however a very feeble defence against the mixing up of races, and its strength depends on the mind of the age.

The crossing of races, through which a better race is superseded by a worse, is however neither the only peril nor the greatest. A race that is at least to a certain degree pure is physically and psychically a fixed type, which precisely through the firmness and fixedness

of its dispositions is able to create something to which its dispositions predispose it. If these dispositions are of such a kind as to enable the race to achieve a higher culture or to organize a state, as was the case among the Greeks and Romans, the result will be a certain form of culture and of state, moulded according to fixed laws and customs of life. The result of the bastardizing will be a motley blend of the different hereditary dispositions of the races which are crossed. Mere chance brings different dispositions of different races together in almost infinitely varying fashions. But this does not suffice. Dispositions which were formerly concealed, lying latent in one or the other of the crossed races, will appear on the surface and make the product of the crossing yet more motley and incalculable. The unity and harmony of the race and the individual will be destroyed, the personality loses its balance. The individuals which are born out of this crossing fail to achieve a firm and fixed type. Psychically they lack a definite direction and vacillate indecisively between conflicting and unconnected hereditary dispositions. They may often possess great intelligence, but the moral strength is wanting. This state of affairs is due to biological factors but gets still worse if — as was the case in the Roman Empire — the fixed form of the mental life at the same time breaks down and is transformed.

Bastard races have a bad reputation. If Levantines, Eurasians, Mestizes etc. are mentioned everyone feels how deep-rooted is the objection against them. People are wont to say that this bad reputation and the moral weakness of the bastards are due to the unfavourable conditions in which they are born and bred, usually as illegitimate and neglected children, disowned by the kinsfolk of both father and mother. But this is not the full explanation, it is only superficial; at the root lies the destroying effect of the bastardizing on the personality. The Roman Empire became more and more filled by bastards. The bastardizing was strongest in the ruling country, Italy, whither people from all the borders of the Empire flowed together, and was stronger in the upper civilized classes than in the lower, which did not move about with the same frequency<sup>23</sup>. But the army, the trade, and the general intercourse carried the bastardizing into every corner of the Empire. The swiftness of the process is not to be wondered at. Contrary to the slow development of a race, the bastardizing shows its effects even in the first generation, but is of course increased by the crossing of the bastards. Whether it is to set its stamp on the people will depend solely on the extent

of the process, and it has been shown that in the Roman Empire it was carried out on the largest scale.

A bastardizing to this extent results in the mingling of better and worse races into a motley and indefinite mass without firm mental or moral characteristics. This is a sufficient explanation of the decline and fall of the ancient culture and the Roman Empire. But even if the bastardizing and mixing up of the races leads by its immediate effects to chaos, this is not the ultimate result. New races may emerge from the chaos and be able to reconstruct that which was destroyed. We know the conditions for such a development. They are that the bastardizing shall cease and the people shall be isolated so that the mixture gets its chance and has time to become settled and purified. In this way are given the conditions for developing a new race from the motley blend, the nature of which depends on the circumstances.

The above-mentioned conditions were realised at the commencement of ancient history. The ancient culture peoples, the Greeks and the Romans, invaded their countries from without and settled themselves among peoples of foreign races. The Greeks and the Romans of history are a product of a blending of races. Our knowledge of the Romans is very scanty. If the oldest population of Rome was a blend of Latins and Sabines, that does not matter much, because these tribes were already very closely akin. But it is certain that the Etruscans held sway over Rome some time towards the end of the period of the kings, and their culture exercised a profound influence on the city. They lived next-door, on the other bank of the Tiber, and it may be supposed with certainty that the Romans had a considerable admixture of Etruscan blood.

Greece is better known than Italy and her history enables us to follow the process more closely. Recent discoveries have revealed to us the wonderfully high culture of the early and middle second millennium B. C., which is known as the Minoan and Mycenaean culture. It is certain that the people which created this culture was not Aryan; it was perhaps akin to some peoples of Asia Minor, though others maintain that its kinsfolk are to be found in northern Egypt. The invading Aryan tribes, the Greeks, settled among the original inhabitants of Greece in the same second millennium and at last destroyed the old culture. The centuries between the decay of the Mycenaean culture and the commencement of the historical age are a blank. We know only that the culture was utterly debased. The small di-



stricts of Greece were isolated from each other. This is shown by the geometrical style of vase-painting which belongs to the ninth and eighth centuries B. C. The Mycenaean style of vase-painting is the same wherever Mycenaean vases are found, in or outside of Greece. The geometrical style, on the contrary, has very characteristic differences: it is quite easy to say in which island or province a vase or even a sherd has been made. The ancient towns were small, the district was very limited, and the inhabitants were not very numerous. Each of these towns was wholly independent and sovereign, composing a state with its own rights. The bitterest enemy was usually the neighbour. In this narrow frame the people lived and — married. Consequently inbreeding was the rule and was strongly accentuated by the smallness of the population. In Athens at a somewhat later age the law enforced it; nobody could become a citizen if both his parents were not citizens of the town. This isolation and inbreeding created the race to which ancient culture and the foundations of our own culture are due. Italy, which at last conquered the world and organized the Empire, underwent much the same process.

The process was repeated, but on a larger scale, after the decay of the ancient culture and the fall of the Roman Empire and the settling down of the foreign conquerors in its provinces. Letters and education, as far as they survived at all, were limited to very few. The decay of the material civilization changed and fettered the lives even of the poorest classes. We may compare the ages e. g. of HADRIAN and of the Merovingians in order to perceive this. Intercourse ceased. The old Roman roads, on which the peoples of the Empire had penetrated into all parts of it, fell into disuse, were broken up, treated as quarries, or became overgrown by herbs and woods. Society was split up into small independent and self-supporting unities, — this is the feudal system — the inhabitants were rooted fast in the soil. So there reappeared the primitive conditions under which every man takes his wife at his own doors. In this isolation of the small groups new races and new peoples developed out of the mixed human chaos of the Empire during the Middle Ages. These are the peoples of modern Europe, and the outcome of their racial instincts is seen in the national states of modern Europe, whose frontiers form to some degree an effective barrier against a race-blending of such a destructive character as that which was the most active cause of the decay of ancient culture and the fall of the Roman Empire. The Nemesis of history has caused the consequences of victory to be

fatal to the victors, who have been merged and lost in the broad masses of the conquered races.

## NOTES.

<sup>1</sup> O. SEECK, *Geschichte des Unterganges der antiken Welt*, I, the chapter »Die Ausrottung der Besten».

<sup>2</sup> K. J. BELOCH, *Die Bevölkerung der griechisch-römischen Welt*.

<sup>3</sup> K. J. BELOCH, *Griechische Geschichte*, I: 1<sup>2</sup>, p. 66.

<sup>4</sup> MARTIN P: N NILSSON, *Den romerska kejsartiden*, II, ch. 4.

<sup>5</sup> J. ILBERG, *Zur gynäkologischen Ethik der Griechen*, *Archiv für Religionswissenschaft* XIII (1910) 1 sqq.

<sup>6</sup> L. FRIEDLÄNDER, *Darstellungen aus der Sittengeschichte Roms*, I<sup>8</sup>, pp. 419 sqq.

<sup>7</sup> The *lex Julia de maritandis ordinibus* and the *lex Papia Poppaea*.

<sup>8</sup> For references see e. g. the article *Alimenta* in PAULY-WISSOWA, *Realencyklopädie der klassischen Altertumswissenschaft*.

<sup>9</sup> M. GELZER, *Die Nobilität der Kaiserzeit*, *Hermes* L (1915) 395 sqq.

<sup>10</sup> A. V. DOMASZEWSKI, *Die Rangordnung des römischen Heeres*, *Bonner Jahrbücher* 117 (1918). — H. DESSAU, *Die Herkunft der Offiziere und Beamten des römischen Kaiserreiches*, *Hermes* XLV (1910) 1 sqq.

<sup>11</sup> V. PARVAN, *Die Nationalität der Kaufleute im römischen Kaiserreich*, Dissertation, Breslau, 1909.

<sup>12</sup> H. GUMMERUS, *Romerska krukmarstämplat*, *Eranos* XVI (1916) 176.

<sup>13</sup> M. BANG, *Die Herkunft der römischen Sklaven*, *Rheinisches Museum* XXV (1910) 225 sqq.; *Nachtrag*, *ibid.* XXVII (1912) 189 sqq.

<sup>14</sup> SEECK, *loc. cit.* pp. 385 sqq.

<sup>15</sup> See, p. 380.

<sup>16</sup> The old standard work is H. D'ARBOIS DE JUBAINVILLE, *Les premiers habitants de l'Europe*<sup>2</sup> (1889). For a more recent review see H. HIRTH, *Die Indogermanen* I pp. 34 sqq.

<sup>17</sup> Some authors, following D'ARBOIS DE JUBAINVILLE, take the view that the Ligurians were an Aryan people, but the evidence adduced is exceedingly slight.

<sup>18</sup> See e. g. J. BEDDOE, *The Races of Britain*.

<sup>19</sup> See my paper *Den stora folkvandringen i det andra årtusendet f. Kr.* in *Ymer* 1912, pp. 455 sqq. On the languages of Asia Minor P. KRETSCHMER, *Einleitung in die Geschichte der griechischen Sprache*, pp. 289 sqq.

<sup>20</sup> *Sardis*, Publications of the American Society for the Excavation of Sardis, vol. VI, *Lydian Inscriptions*, by ENNO LITTMANN.

<sup>21</sup> K. HOLL, *Das Fortleben der Volkssprachen in Kleinasien in nachchristlicher Zeit*, *Hermes* XLII (1908) 240 sqq.

<sup>22</sup> The anthropological school of Professor SERGI, RIPLEY and others has tried to show that there existed in Europe from very old times three races: the fair, dolichocephalic Northern race, the dark-haired, grey-eyed, and brachycephalic Alpine race, the dark-haired, dolichocephalic Mediterranean race, and that, in spite of all invasions and crossings, these races still maintain themselves in their respective districts. I cannot discuss this theory here, it would also imply a

discussion of the question as to what is to be understood by »race». (For my views as to this point see my above-cited paper in Ymer 1912, pp. 465 sqq). There are races with varying degrees of racial differences. I wish only to point out that the above-mentioned theory may not be inconsistent with the view that is advanced here. The signs by which these three races are recognized are purely physical. Here it is in the first place a question of psychical differences. It may be that the physical properties have persisted on the whole but that the psychical ones have changed in the formation of the new races which have developed from the blending of the races in Europe.

<sup>23</sup> Cp. the dates given above (pp. 384 sqq.) for the provincial origin of emperors and senators.



# THE LOCATION OF A NEW SECOND CHROMOSOME EYE COLOUR GENE IN DROSOPHILA MELANOGASTER

BY GEORG H. M. WAALER

ANATOMICAL INSTITUTE, CHRISTIANIA UNIVERSITY, NORWAY

IN a back-cross of a single female, heterozygous for the sex-linked recessive genes eosin (eye colour), vermilion (eye colour) and forked (bristles) to eosin vermilion forked males, there occurred (Oct. 15, 1919) out of a total of 120 flies 2 females and 4 males having a light brownish eye colour, which seemed to differ from all the eye colours expected in this test. These flies were inbred, and for some generations selection was carried out in order to get rid of the sex-linked genes present, and a stock was obtained which bred true for the brownish eye colour mentioned.

On the assumption that this character, called brown (*bw*), was due to a new mutation, an experiment was carried out in order to determine the chromosome to which its gene belonged. Brown females were crossed to males heterozygous for the dominant characters Star (*S*) in the second chromosome (at 0.0) and Dichaete (*D*) in the third chromosome (at 38.5). Both the males and the females obtained in this cross had wild type red eyes, which proved that the gene in question was recessive and not sex-linked.

Star Dichaete females from this mating were back-crossed singly to brown males (BRIDGES and MORGAN, 1919, p. 246: the double dominant test) with the following result:

<i>S D</i>	<i>S</i>	<i>bw D</i>	<i>bw</i>	<i>S bw D</i>	<i>S bw</i>	<i>D</i>	+
261	264	246	308	93	106	126	138

This proved that there was free assortment of Dichaete and brown, but seemed to show a coupling to Star, corresponding to an amount of 30.0 per cent of crossing over.

This result would indicate that the locus of brown was in the second chromosome about 30 units from Star, and brown flies were now made homozygous (concerning the best method of making up a

triple recessive stock see BRIDGES, 1919) for the two second chromosome recessives dachs (legs, *d*, at 29,0) and black (body colour, *bl*, at 46,5) in order to determine the linkage relation of brown to these two previously known loci. In a total of 2578 flies there was found a crossing-over percentage of 45,7 between brown and black and 46,7 between brown and dachs.

This result raised doubts as to the correctness of the classification in the Star Dichaete back-cross, as there was a discrepancy between the linkage values obtained in the two tests. A brown black male back-cross, i. e. homozygous brown black female  $\times$  heterozygous male, was accordingly carried out. Since there is no crossing-over in the male, this cross would show conclusively whether or not the gene was located in the second chromosome. The result was:

<i>bw bl</i>	+	<i>bl</i>	<i>bw</i>
70	53	0	0

which proved that the locus of brown was in the second chromosome.

The black brown linkage value obtained above (45,7 %), seen in connection with the values obtained in the Star Dichaete female back-cross, made it appear likely that the locus of brown was at the right end of the second chromosome, and in a final experiment it was decided to determine the linkage relation of brown to genes which had their loci in this part of the chromosome. As such were used plexus (venation, *px*, at 98,3) and arc (wing, *a*, at 97,5).

TABLE 1.

*Repulsion test. P<sub>1</sub> mating, plexus ♀ × brown ♂; B. C., F<sub>1</sub> wild type ♀ × plexus brown ♂.*

Nov. 27. 1920	non-cross-overs		cross-overs	
	<i>px</i>	<i>bw</i>	+	<i>px bw</i>
280	122	149	4	6
281	103	113	5	4
282	98	97	3	2
283	95	110	4	4
286	72	101	4	7
287	56	71	3	0
325	20	23	2	0
Total	575	664	25	23

TABLE 2.

*Coupling test.  $P_1$  mating, plexus brown ♀ × wild type ♂; B. C.,  $F_1$  wild type ♀ × plexus brown ♂.*

Jan. 25. 1921	non-cross-overs		cross-overs	
	+	<i>px bw</i>	<i>px</i>	<i>bw</i>
322	17	12	2	1
323	56	38	1	1
324	12	11	0	1
326	21	28	1	1
327	10	13	0	1
328	29	22	0	1
329	16	17	1	0
Total	161	141	5	6

TABLE 3.

*Triple recessive test.  $P_1$  mating, arc plexus brown ♀ × wild type ♂; B. C.,  $F_1$  wild type ♀ × arc plexus brown ♂.*

Feb. 8. 1921	0		1		2	
	+	<i>a px bw</i>	<i>a</i>	<i>px bw</i>	<i>a px</i>	<i>bw</i>
334	73	83	1	1	1	5
335	82	63	1	1	5	3
336	82	82	1	0	6	7
337	106	73	1	4	1	7
338	79	83	0	2	4	2
339	87	104	0	2	2	0
340	94	75	2	2	3	3
Total	603	563	6	12	22	27

As seen from tables 1—3, 108 cross-overs between plexus and brown were obtained in a total of 2,833 flies. This means that there is a distance of 3.8 units between the two genes mentioned. In the arc plexus brown test no flies were obtained which were arc brown or plexus. The locus of plexus is accordingly between the loci of the two others. Since arc and plexus according to the most recent data are mapped as having their loci at 97.5 and 98.3 respectively, the locus of brown is found to be at 102.1.

The eye colour of newly hatched brown individuals is a pure, transparent brown, lighter than the wild type red. This colour rapidly



deepens and at the same time changes into a ruby tone, strikingly like the one found in young purple flies. The colour retains its transparency also in old flies. When we consider the degree of dilution in young brown flies, it seems surprising that the eosin eye colour does not show a marked dilution when combined with brown. Likewise brown was tried in combination with the earlier second chromosome eye colour purple, but failed to show a conspicuous dilution in double recessive purple brown flies. In fact, these double recessive flies cannot be distinguished from pure purple flies.

The brown flies are of good viability and of normal fertility. They may be distinguished with perfect accuracy and ease from wild type individuals.

---

#### LITERATURE CITED.

1. BRIDGES, C. B. 1919. The genetics of purple eye color in *Drosophila*. Journ. of Exp. Zool. Vol. 28, no. 2.
  2. BRIDGES, C. B. and MORGAN, T. H. 1919. The second chromosome group of mutant characters. Carnegie Inst. Wash. Pub. No. 278.
-

# SPONTANEOUS CROSSING IN THE GARDEN BEAN, PHASEOLUS VULGARIS

BY KARL B. KRISTOFFERSON

LUND

---

SPONTANEOUS crossings are by no means rare in common garden beans, which every one knows, who has worked on the improvement of this species or used it for theoretical investigations.

The estimates of the approximate percentage of the spontaneous crossing are, however, rather different. Some Swedish plant-breeders are of the opinion that it is probably quite inconsiderable, while others assume it to average up to 5 %. Even in the literature the statements are rather at variance. Thus DARWIN considers it sometimes to be very great. FOCKE holds that it some years is very important, v. TSCHERMAK asserts that spontaneous hybrids now and then are found (FRUWIRTH 1910). EMERSON (1916) has calculated the number of spontaneous hybrids found in his cultures; it varied between 0 and 10 per cent. No attempts seem to have been made to ascertain the percentage by way of experiments.

In my investigation I have made use of the following method. Small plots of the variety to be tested as to its tendency of cross-pollination were sown in the large field cultures of beans. These plots are here called »isolations». These were located at a distance of about 20 metres from each other, and each plot contained only 5 or 6 beans. The field cultures of the bean were always put in rows, and the seeds of the isolations were sown in the rows (not between). As they were put in the soil at the same time as the rest of the cultures the development of both sorts took place simultaneously. The time of flowering was also the same, a fact of great importance, of course.

Thus every plant of the variety tested was quite surrounded by flowering plants of the large seed culture. As the number of the individuals in every plot was small, most of the crossings which resulted in the isolations must have taken place between plants of the isolation and the field culture beans, and only very few between plants belonging to the isolated variety. The percentage of spontaneous crossing should accordingly come very close to the maximal one.

In beans it is impossible to determine by mere inspection of the seed whether crossing has taken place or not; it is at once seen, however, when the  $F_1$ -plant and its seeds are at hand. Thus it is necessary to grow another generation of the isolated plants.

The experiments to be dealt with in this paper were begun in 1918. Not less than 18 varieties in 162 isolations were tried that year. Unfortunately the labels of two-thirds of these isolations were destroyed during the cultivation of the field culture beans and could not be found again. The seeds of the remaining isolation were sown in the experimental field the following year, care being taken that the seeds from each plant were sown separately. Some of the lines did not germinate, and therefore only 44 remained to the definitive calculation.

As experiments from only one year must be considered insufficient I deemed it necessary to repeat the experiments in 1919. The number of varieties was reduced to 8, and these were sown in 123 isolations in all. A great number of isolations were also destroyed this year, therefore only seeds from 86 plants could be sown the next year.

The varieties used are classified as defined in the »Nordiska Jordbruksforskarens Förening», viz. in shell-, sword-, break-, asparagus- and wax-beans. The break- and asparagus-beans, however, have been brought together in one group: haricots vert. The varieties are put in the following main groups:

<i>Shell-beans</i>	<i>Sword-beans</i>	<i>Haricots vert</i>	<i>Wax-beans</i>
Brown bean	Broad sword	Amerikansk repfri	Wax flageolet
Chocolate brown	Dutch sword	Chevrier	
Mottled brown	Kaiser Wilhelm	100 to 1	
	North star	Saxonia	
	Risbrinken	Emperor of Russia	
	Uppland		

Tables 1 and 2 give a comparison of the results obtained in the experiments. Col. 4 denotes the totals of the plants harvested from all the isolations of each variety, and col. 5 the number of plants received from the isolations when their seeds were sown in the experimental field the following year. Table 3 shows the percentage of the crossings received from the main groups of beans.

The percentage of hybrids was, as it appears from the tables, rather the same each year, and amounts to an average of 1.05 %. The



TABLE 1. *Percentage of crossings found in the experiments of 1918—1919.*

1	2	3	4	5	6	7
Tested variety	Bean-culture	Number of isolations 1918	Number of plants 1918	Number of plants 1919	Number of hybrids	% Hybrids
Kaiser Wilhelm.....	Wax flageolet.....	4	12	61	0	0,00
» .....	Chevrier .....	1	1	11	0	0,00
Risbrinken .....	Wax flageolet.....	1	2	2	0	0,00
Dutch sword.....	» .....	4	28	239	0	0,00
Upland sword... ..	» .....	3	9	19	0	0,00
North star .....	» .....	3	3	3	0	0,00
Broad sword .....	» .....	2	7	39	1	2,56
Mottled brown .....	» .....	4	13	74	1	1,35
Chocolate brown ...	Risbrinken .....	5	7	39	3	7,69
» .....	Wax flageolet .....	3	10	40	2	5,00
Brown bean.....	Chocolate brown ...	3	16	261	0	0,00
» .....	Wax flageolet.....	2	7	48	0	0,00
» .....	Chevrier .....	1	2	25	0	0,00
» .....	Risbrinken .....	3	11	55	0	0,00
Amer. repfri .....	» .....	1	1	3	0	0,00
Emperor of Russia	» .....	2	5	13	0	0,00
Chevrier .....	» .....	1	1	16	1	6,25
» .....	Wax flageolet.....	1	2	11	0	0,00
Total		44	137	959	8	0,83

differences between the main groups are, however, rather important. The shell-beans show a percentage of cross-pollination that is considerable higher than that of the haricots vert. The sword-beans are fairly intermediate. The high value found in the haricots vert in 1918 points in quite a wrong direction as only 43 plants of this group were grown this year, giving one hybrid. In fact, it is the only one of this main group found in these experiments, whereas in another trial with a haricot vert, viz. the Steninge Hybrid, 11 hybrid plants were found among 547 recessive steel-coloured, whose parents had grown side by side with the dominant black ones without being isolated. This shows a cross-pollination of about 2 %.

This greater tendency of autogamy in the haricots vert depends probably to some extent on the fact that they begin to flower a little later than the large field cultures (this is at least the case with some varieties). However, this may only be of rather small importance as the flowering period of beans is of relatively long duration.

TABLE 2. *Percentage of crossings found in the experiments of 1919—1920.*

1	2	3	4	5	6	7
Tested variety	Bean-culture	Number of isolations 1919	Number of plants 1919	Number of plants 1920	Number of hybrids	% Hybrids
Chocolate brown ...	Saxonia .....	7	17	209	3	1,41
» ...	Risbrinken .....	6	12	152	3	1,97
» ...	North star .....	3	9	77	10	12,99
Brown bean .....	Saxonia .....	4	17	352	1	0,28
» .....	Risbrinken .....	6	17	286	3	1,05
» .....	North star .....	5	17	218	0	0,00
100 to 1 .....	» .....	5	11	137	0	0,00
» .....	Risbrinken .....	13	23	252	0	0,00
Saxonia .....	Chocolate brown ...	1	1	18	0	0,00
» .....	Brown bean .....	1	2	7	0	0,00
» .....	Risbrinken .....	2	2	10	0	0,00
» .....	Upland .....	2	2	4	0	0,00
» .....	North star .....	2	3	18	0	0,00
Amerik. repfri .....	Risbrinken .....	4	5	35	0	0,00
» .....	North star .....	3	4	16	0	0,00
Risbrinken .....	Chocolate brown ...	1	1	1	0	0,00
» .....	Brown bean .....	1	1	23	0	0,00
» .....	Amerik. repfri .....	1	1	3	0	0,00
» .....	100 to 1 .....	8	12	162	2	1,23
North star .....	» .....	4	8	40	0	0,00
» .....	Amerik. repfri .....	2	2	42	2	4,76
» .....	Brown bean .....	1	3	55	0	0,00
» .....	Chocolate brown ...	4	7	53	1	1,89
Total		86	177	2,170	25	1,15

TABLE 3. *Percentage of crossings found in the main groups.*

Main groups	Shell-beans	Sword-beans	Haricots vert
% of hybrids in 1918 .....	1,11	0,27	2,33
% of hybrids in 1919 .....	1,55	1,32	0,00
Average .....	1,42	0,80	0,19

Indeed, one is inclined beforehand to suspect differences in the tendency to cross-pollination, as there are differences in the construction of the flowers with regard to the longer pushing out of the stigma of some varieties than of others.

Of all investigated varieties the chocolate brown beans have given the greatest percentage of hybrids, and this has been the case also in 1918 and 1919; it is not very probable that the result is a mere chance. The greatest percentage of crossings ever found in any isolation was in such a chocolate brown bean. There were in this case 5 plants with a progeny of 34 individuals in all, 6 of them (17,7 %) being hybrids. Only 2 of the plants, however, had been cross-pollinated, but about half of their progeny (46,9 %) were hybrids.

The values of the spontaneous crossing obtained by using the above mentioned experimental method may scarcely be considered as the maximal ones, but they may yet be very near those. In order to obtain such maximal values it had surely been more convenient to leave only one plant of the variety to be tested. Cross-pollination between plants of the same isolation had then been avoided. In this case it should be necessary to sow several seeds in each isolation; immediately before the flowering a thinning out should take place so that only one single plant was left. I had no time to make such a thinning out, however, on account of other theoretical and practical investigations that were under way.

Another procedure is to sow one single seed of the variety to be tested in isolations located in sufficient large distances from each other (not in the cultures of beans) and to sow around it seeds from the other variety. The advantage of this method lies in the fact that it then is possible to compare the tendency of cross-pollination of two varieties with greater certainty than if the isolations are sown in the large bean-cultures, where generally many varieties are cultivated, and consequently the risk is at hand that the insown stock could be crossed with other plants than the surrounding. This method may be altered in such a manner that only one plant of each variety is allowed to remain in each isolation. In this case, however, the risk is close at hand that the visits of insects would be too-few, resulting in a wrong interpretation of the data obtained.

The percentage of spontaneous crossings are in some cases relatively considerable; it would, therefore, be best to isolate the plants to be used for theoretical investigations. Special caution should be exercised in the judging of segregations which do not seem to be in correspondence with the Mendelian ratios if the plants have not been isolated. A still more rigid criticism is required when supposed mutations are found. It becomes necessary to investigate whether these are



or are not the results of complicated segregations combined with coupling, in conformity with HERIBERT-NILSSON's (1916) theory.

With regard to practical breeding, it should be said, that spontaneous crossings as a rule have only a small disturbing effect, and no change should be made in the usual methods employed in the case of autogamous plants.

The fact of spontaneous crossing, no doubt, may be of certain importance for the seed-cultivation of the beans. If the seeds are not well sorted before the sowing a variety will soon degenerate owing to crossings with other varieties cultivated side by side, as often is the case. Indeed, it is a question whether or not such a variety as the chocolate brown bean, which in two years has given more than 4 % of bastards, should be cultivated close to other varieties.

---

Since the above was written (Oct. 1920) investigations on the same subject have been published by LENZ (1921 a and b) and SCHIEMANN (1921). Their investigations have not been made on material sown for this special purpose. The percentage of crossings, however, is about the same as in my trials.

My assumption stated in the beginning of this paper that nobody has made attempts to ascertain the percentage of crossing by way of experiments is wrong. SCHIEMANN states in her paper that MAYER-GMELIN and EMERSON have made such trials. Their results seem to be about the same as mine.

---

#### LITERATURE CITED.

1. EMERSON, R. A. 1916. A genetic study of plant height in *Phaseolus vulgaris*. Bull. Agr. Exper. Sta. Nebr. 1916.
  2. FRUWIRTH, C. 1910. Die Züchtung der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. Bd. 3.
  3. HERIBERT-NILSSON, N. 1916. Eine mendelsche Erklärung der Verlustmutanten. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1916.
  4. LENZ, F. 1921 a. Über spontane Fremdbefruchtung bei Bohnen. Zschr. ind. Abst. Bd. 25.
  5. — 1921 b. Zur weiteren Fragestellung über die Befruchtungsart der Bohnen. Ibid.
  6. SCHIEMANN, E. 1921. Fremd- und Selbstbefruchtung bei Bohnen nach Ausleseversuchen. Ibid.
-

# FORTGESETZTE UNTERSUCHUNGEN ÜBER FATUOIDMUTATIONEN BEIM HAFER

VON H. NILSSON-EHLE

INSTITUT FÜR VERERBUNGSFORSCHUNG, ÅKARP, SCHWEDEN

---

IN einer früheren Abhandlung (1911) habe ich die Entstehung und Vererbungsweise der eigenartigen *Avena fatua*-ähnlichen Mutationen bei reinen Linien von Hafer behandelt. Seitdem später die auffallend parallelen Speltoidmutationen beim Weizen konstatiert und näher untersucht worden sind, scheint es mir zweckmässig, die betreffenden Hafermutationen mit dem Namen Fatuoidmutationen zu bezeichnen. Wie ich in meiner Abhandlung 1911 teilweise erörtert habe, sind nämlich diese Fatuoiden (in meiner Abhandlung 1911 »Atavisten« genannt) mit *Avena fatua* keineswegs identisch, besitzen aber gewisse Merkmale, die mit denjenigen von *A. fatua* übereinstimmen. Diese *fatua*-Merkmale beziehen sich auf Begrannung der Hüllspelzen, Behaarung des Callus und der Rachis und Ringwulst d. h. Ablösungsring der Blüten, wodurch die Ährchen frühzeitig abfallen bzw. zerfallen. Daneben bestehen auch mehrere Unterschiede von *A. fatua*: die Fatuoidmutationen sind nicht wie meistens *A. fatua* an den Hüllspelzen behaart; Körnergrösse und Körnerform, Rispenbau usw. verhalten sich wie bei der entsprechenden Kulturhafersorte, und auch die Keimungsverhältnisse der Körner weichen von dieser nicht ab. Es ist somit ein bestimmter Merkmalkomplex von *A. fatua*, nicht aber der ganze, der bei den Fatuoidmutationen zum Vorschein kommt. Bei den Speltoidmutationen des Weizens ist, wie ich früher (1917) hervorgehoben habe, die Lage eine ganz entsprechende.

Der Fatuoidkomplex entsteht auf einmal durch Mutation und gibt in Verbindung mit dem Normaltypus die einfache mendelsche Spaltung. Zuerst entsteht aus dem Normaltypus ein Fatuoidheterozygot, der in seiner Nachkommenschaft in einfacher Weise 1) Normalpflanzen 2) neue Heterozygoten 3) Fatuoiden ausspaltet. Der Fatuoidkomplex verhält sich demnach bei der Spaltung wie eine einfache Erbinheit. Die drei Typen sind in mehreren von den gewöhnlichen Lehrbüchern und Handbüchern der Vererbungslehre erwähnt, bzw.

abgebildet (siehe z. B. BACR, Einführung in die experimentelle Vererbungslehre, 3—4 Aufl. 1919, S. 124, PLATE, Vererbungslehre 1913, S. 159, JOHANNSEN, Arvelighed 1917, S. 163, v. HOFSTEN, Ärfllighetslära 1919, S. 375), und ich kann deshalb in bezug auf die charakteristischen Unterschiede der drei Typen nur kurz auf diese allgemein zugänglichen Abbildungen hinweisen.

Auch bei den von SURFACE (1916) ausgeführten Kreuzungen zwischen *Avena sativa* und *A. fatua* gehen bei der sonst sehr komplizierten Aufspaltung die bezüglichen drei Merkmale, d. h. Begrannung, Behaarung am Callus bzw. an der Rachis und Ablösungsring, zusammen und verhalten sich wie eine Einheit. Sehr bemerkenswert ist aber der Befund von SURFACE, dass dies nicht ganz ausnahmslos der Fall ist, indem bisweilen der Komplex sich aufzulösen scheint. Nähere Data über solche Fälle sind vorläufig nicht publiziert worden. Nach dem von SURFACE mitgeteilten ist es jedoch schon sehr fraglich, ob der genannte Merkmalkomplex eine Abweichung in einer Erbinheit darstellt oder ob nicht eher ein Komplex fest gekoppelter Erbinheiten vorliegt.

Für die Speltoidmutationen glaube ich dies nachgewiesen zu haben (1920), und die Wahrscheinlichkeit wird dadurch noch grösser, dass auch die ganz analogen Fatuoidmutationen einen Erbinheitskomplex umfassen, worauf ich schon (1920, S. 287) kurz hingewiesen habe. Die Untersuchungen von SURFACE und mir führen somit von verschiedenen Ausgangspunkten aus zu derselben präliminären Annahme.

Unter der Voraussetzung, dass die als eine Einheit vererbten fatuoiden Merkmale in Wirklichkeit einen gekoppelten Erbinheitskomplex darstellen, sind die Fatuoidmutationen beim Hafer ebenso wie die Speltoidmutationen beim Weizen als Komplexmutationen aufzufassen.

Wenn nun wirklich ein Komplex gekoppelter Erbinheiten bei der Fatuoidenspaltung vorliegt, muss allerdings die Koppelung eine sehr starke oder eventuell absolute sein; denn vorläufig ist es mir hier nicht, wie bei den Speltoidmutationen, gelungen, eine Auflösung des Komplexes in der Nachkommenschaft von Fatuoidheterozygoten zu konstatieren, obwohl jetzt ein ziemlich grosses gesamtes Aufspaltungsmaterial im Laufe der Jahre untersucht worden ist.

Bisher haben nämlich in der Nachkommenschaft von Heterozygoten ausschliesslich die drei in meiner Abhandlung 1911 näher beschriebenen Typen ausgespaltet, d. h. Normalpflanzen, Heterozygoten und Fatuoiden. Intermediäre Bildungen sind zwischen diesen Typen



TABELLE 1.

*Spaltungszahlen in der Nachkommenschaft von Fatuoidheterozygoten.*

Reine Linie (über die Abstammung etc. der Linien vgl. meine Abhandlung 1911)	Jahr und Nummer	Anzahl von Pflanzen		
		Normal-typus	Hetero-zygot	Fatuoid
0197 .....	1912—699	22	28	13
0201 .....	1919—495	4	13	4
» .....	» —496	10	22	9
» .....	» —497	10	24	16
» .....	» —498	11	24	7
» .....	1920—637	36	54	18
Summe	—	71	137	54
0310 .....	1912—701	6	9	1
» .....	1919—494	6	16	4
» .....	1920—636	16	24	4
Summe	—	28	49	9
01059 .....	1912—702	22	28	21
» .....	1917—635	18	27	13
» .....	» —637	14	28	8
» .....	» —638	22	26	14
» .....	» —639	10	12	4
» .....	1919—501	19	25	10
» .....	» —502	15	24	10
» .....	1920—639	49	58	22
Summe	—	169	228	102
01060 .....	1912—703	16	50	16
» .....	1917—643	6	12	6
» .....	» —645	11	16	7
» .....	» —646	15	38	13
» .....	» —648	13	29	20
» .....	1919—504	47	90	46
» .....	» —505	20	30	12
» .....	1920—640	17	35	14
» .....	» —641	15	26	6
Summe	—	160	326	140
01061 .....	1912—704	29	45	36
» .....	1917—649	13	31	16
» .....	» —651	8	8	4
» .....	» —652	15	25	7
» .....	1919—506	17	41	11
» .....	1920—642	20	56	20
Summe	—	102	206	94

nicht aufgetreten, obwohl nach solchen absichtlich gesucht worden ist. Unter den Heterozygoten wurden von Herrn Dr. T. GANTE, der das Material des Jahres 1919 durchmusterte, Pflanzen gefunden, die in einzelnen Ährchen Begrannung sowohl auf der ersten als auf der zweiten Blüte aufwiesen und somit einigermaßen in die Richtung von Intermediärbildungen zwischen Heterozygoten und Fatuoiden gingen. Wie die nachfolgende Mitteilung in diesem Heft von Dr. GANTE (1921) zeigt, sind aber diese Abweichungen nicht von erblicher Art, sondern modifikativ. Bei gewöhnlichen Heterozygoten kann m. a. W. hie und da Begrannung auch auf den oberen Blüten auftreten: die Dominanz des Normaltypus mit Hinsicht auf die Beschränkung der Begrannung auf die unterste Blüte ist nicht ganz vollständig, was auch an sich wenig Sonderbares bietet.

Vorläufig konnte also keine Auflösung des vermuteten gekoppelten Erbinheitskomplexes bei dem vorliegenden Versuchsmateriale konstatiert werden. Die eventuelle Koppelung muss deshalb bei den Fatuoidheterozygoten ganz fest sein. Es ist jedoch beabsichtigt, bei einer von den Linien Heterozygoten in noch viel grösserem Massstabe anzubauen. Vielleicht wird doch schliesslich der Merkmalkomplex sich auflösen, so dass z. B. die fatuoiden Begrannung ohne Vorhandensein des Ablösungsringes auftreten könnte oder umgekehrt, ebenso wie beim Weizen Begrannung und speltoide Merkmale (an den Deckspelzen) sich von einander trennen können. Mehr als eine Annahme, die eine gewisse Wahrscheinlichkeit an sich trägt, ist dies jedoch vorläufig nicht.

In bezug auf die Spaltungszahlen haben die seit 1911 fortgesetzten Untersuchungen (vgl. die Tabelle) die einfache mendelsche Spaltung zwar durchaus bestätigt: es ist jedoch jetzt ziemlich offenbar, dass die Spaltung meistens nicht nach dem typischen Verhältnis 1 : 2 : 1 verläuft. Die Zahlen des Jahres 1919 sind als etwas unsicher zu bezeichnen, weil ein Teil der Pflanzen vor der Durchmusterung von Mäusefrass zerstört wurde. Es liegt jedoch kein Grund vor anzunehmen, dass dadurch das relative Verhältnis zwischen den drei Gruppen in nennenswerter Weise verschoben wurde. Bisweilen scheint die einfache Spaltung 1 : 2 : 1 vorhanden zu sein; im allgemeinen besteht aber eine mehr oder weniger deutliche Tendenz zur Verringerung der Zahl von Fatuoiden, was besonders bei der Linie 0310 hervortritt. Da es sich bei dem jetzt vorliegenden Versuchsmateriale immer deutlicher bestätigt hat (vgl. meine Abhandlung 1911, S. 19), dass die fatuoiden Pflanzen schwächer sind als die Normalpflanzen und Hetero-

zygoten, wird die zu geringe Zahl von Fatuoiden bei der Spaltung leichter verständlich, weil die schwächeren Pflanzen zweifellos mehr unter ungünstigen äusseren Umständen leiden. Ob die Schwächung sich auch auf die Gameten erstreckt, wie es beim speltoiden Weizen der Fall ist, ist noch nicht erwiesen worden. Ganz unwahrscheinlich ist dies nicht; denn bei einigen Linien (0197, 0310, 01059) scheinen die Normalpflanzen im Vergleich mit den Heterozygoten zu zahlreich zu werden, was bei den Speltoidheterozygoten des Weizens dadurch zustandekommt, dass der normale Pollen vor dem speltoiden Pollen bei der Befruchtung bevorzugt wird (vgl. meine Abhandlung 1921, S. 27—32). Es ist aber beim Hafer ein noch viel grösseres Versuchsmaterial nötig, um diese Frage beantworten zu können. Als Hauptresultat dieser Untersuchung ist also zu bezeichnen, dass die Spaltung stets ganz einfach geblieben ist, d. h. nur die drei erwähnten Typen hervorbringt.

In bezug auf die Mutationsfrage geben die fortgesetzten Untersuchungen nicht den geringsten Anlass zur Änderung in der von mir (1911) ausgesprochenen Auffassung, dass die hier vorliegenden fatuoiden Abweichungen wirkliche spontane Mutationen mendelnder Art darstellen. Dass die Heterozygoten aus spontanen Kreuzungen zwischen den betreffenden reinen Linien des Kulturhafers und *Avena fatua* entstehen sollten, ist aus den von mir (1911, S. 22—23) schon angeführten Gründen vollkommen ausgeschlossen. Wie ich in meiner Abhandlung in ausführlicher Weise erörtert habe, bleiben die sonstigen Eigenschaften der betreffenden reinen Linie (Rispentypus, Spelzenfarbe, Korngrösse, Kornform) bei der Mutation unverändert. Eine gelbspelzige Linie bleibt gelb, eine weissspelzige bleibt weiss, ein Fahnenhafer bleibt ein Fahnenhafer usw. Um Kreuzungen mit *A. fatua* als Ursache für das Entstehen der Fatuoidheterozygoten vorauszusetzen, würde man zu der nicht weniger als unsinnig zu bezeichnenden Annahme genötigt werden, dass z. B. weisse Haferlinien immer mit weissem Flughafers gekreuzt würden, gelbe Haferlinien immer mit gelbem Flughafers, Fahnenhafer immer mit Fahnenflughafers usw. Schon aus diesem einfachen naheliegenden Grunde sind die von ZADE (1912, 1918) diesbezüglich erhobenen Einwendungen als ganz hinfällig zurückzuweisen.

Eine einfache Spaltung nach Kreuzung mit *A. fatua* wäre überhaupt vollkommen unverständlich und würde den bei dieser, von v. TSCHERMAK (1914 a, 1914 b) und SURFACE (1916) experimentell ausgeführten und bearbeiteten Kreuzung gefundenen Tatsachen direkt



widersprechen. Im Gegenteil ist bei dieser Kreuzung, besonders nach SURFACE (1916), die Spaltung kompliziert. Die Farbenmerkmale spalten nämlich weitgehend unabhängig, sowohl unter sich, wie auch von dem Fatuoidkomplex und von der Spelzenbehaarung, so dass in  $F_2$  viele verschiedene Kombinationstypen entstehen. Auch wird die bei anderen Haferkreuzungen häufige abgestufte Aufspaltung von der schwarzen Spelzenfarbe und der Begrannungsstärke an der unteren Blüte erwähnt. Die komplizierte Kreuzungsspaltung steht wie gewöhnlich zu der einfachen Mutationsspaltung im möglichst grössten Gegensatz.

Infolge der stets einfachen Spaltung ist es gleichfalls ausgeschlossen, wie ich schon früher (1911, S. 93) hervorgehoben habe, dass spontane Kreuzungen zwischen verschiedenen Kulturhafersorten die Ursache des Entstehens der Fatuoidheterozygoten sein können.

Die Ursache des Entstehens der Fatuoidheterozygoten kann somit jedenfalls unter keinen Umständen *ausserhalb* der reinen Haferlinien gesucht werden, sondern muss in der schon gegebenen Beschaffenheit der die Fatuoiden liefernden reinen Linie selbst liegen. Das dürfte wohl auch nunmehr die Meinung ZADES sein (1918, S. 223–224), die jedoch so unbestimmt und allgemein formuliert ist, dass sie der Kritik nicht leicht zugänglich ist. Wie ZADE sich die Bildung von Fatuoidheterozygoten aus zuerst konstanten Haferlinien vorstellt, ist ganz unklar. Es sind ja nicht die Haferlinien selbst, die Fatuoidheterozygoten sind. Mit Ausnahme von zwei sind sämtliche hierher gehörigen reinen Linien von Hafer von alten Landessorten durch Formentrennung gewonnen und sind vollkommen typische Kulturhaferlinien. Erst bei Vermehrung ergeben sie ganz vereinzelte Fatuoidheterozygoten. Es fehlt vollkommen jeder Anhaltspunkt dafür, dass die Haferlinien selbst in Fatuoidmerkmalen heterozygot sein sollten. Im Gegenteil spaltet ja in der Nachkommenschaft der Fatuoidheterozygoten die alte reine Linie als konstanter Homozygot vollkommen rein und typisch aus. Auf die ganz allgemeinen Äusserungen von ZADE, die, ohne die von mir mitgeteilten Tatsachen genügend zu berücksichtigen, den Ursprung meiner Fatuoiden in nicht näher bestimmter Weise in Kreuzungen mit *Avena fatua* suchen, kann ich deshalb nicht weiter eingehen.

Ein ernster Versuch, die Entstehung dieser und anderer rezessiver Mutationen durch Aufspaltung eines verdeckten Heterozygoten, (scheinbaren Homozygoten), also nicht durch wirkliche Mutation zu erklären, ist von HERIBERT-NILSSON (1916) gemacht worden. HERIBERT-NILSSON hat klar eingesehen, dass wenn die mutierende reine Linie

ein Heterozygot sein soll, so muss vor allem eine Erklärung ihrer weitgehenden Konstanz gegeben werden. Die Linie kann mit Hinsicht auf die mutierende Eigenschaft nicht monohybrid (monomer) sein; denn dann wäre die Entstehung eines von der Linie abweichenden und erst in seiner Nachkommenschaft Fatuoiden abspaltenden Fatuoidheterozygoten überhaupt unmöglich. Die reine Linie müsste nämlich direkt Fatuoiden ausspalten, was ja niemals der Fall ist. Der Unterschied zwischen Normaltypus und Fatuoid muss deshalb in zwei oder mehreren polymeren Erbeinheiten bestehen, aber auch das genügt nicht, denn man sollte dann auch Spaltungszahlen 15 : 1 oder 63 : 1 usw. erhalten, welche auch niemals bei sicheren Mutationen zu finden sind. Man muss deshalb die Hypothese von Koppelung heranziehen, und in dieser Weise baut HERIBERT-NILSSON eine geistvolle Theorie auf, die, auch wenn sie die erwünschte Erklärung in diesem und in anderen Fällen nicht geben kann, mir jedenfalls von grossem Interesse zu sein scheint und nicht unberücksichtigt bleiben kann.

Nach HERIBERT-NILSSON ist der »mutierende« Heterozygot im einfachsten Falle aus der Verbindung  $\bar{A}b \times \bar{a}B$  entstanden. Die Faktoren  $A$  und  $B$  sind homomer, verursachen jede für sich den Normaltypus; nur wenn beide fehlen ( $ab$ ) entsteht der rezessive »Mutant«. Infolge sehr fester Koppelung zwischen  $A$  und  $b$ , bzw. zwischen  $a$  und  $B$  werden nur sehr selten die Gametenkombinationen  $AB$  und  $ab$  gebildet. Die Verbindungen  $\bar{A}b \times ab$  und  $\bar{a}B \times ab$  bilden die (bei sehr fester Koppelung) nur selten auftretenden Mutationsheterozygoten, die dann in ihrer Nachkommenschaft in einfacher mendelscher Weise den Normaltypus  $AAbb$  (bzw.  $aaBB$ ), Heterozygoten  $Aabb$  (bzw.  $aaBb$ ) und »Mutanten« ( $aabb$ ) ausspalten. Die Theorie erfordert, dass der »mutierende« Heterozygot  $\bar{A}b \times \bar{a}B$  in seinem äusseren Aussehen von den wirklich homozygoten Verbindungen  $\bar{A}b \times \bar{A}b$  und  $\bar{a}B \times \bar{a}B$  nicht zu unterscheiden ist. Zusammen ergeben diese drei Genotypen einen scheinbar homozygoten Typus, eine scheinbar reine Linie, deren Konstanz bei sehr fester Koppelung nur selten durch die Neukombinationen (»Mutationsheterozygoten«)  $\bar{A}b \times ab$  und  $\bar{a}B \times ab$  gestört wird. Dass der »Mutationshomozygot«  $ab \times ab$  in der Nachkommenschaft des Heterozygoten  $\bar{A}b \times \bar{a}B$  überhaupt nicht gefunden wird, scheint nicht sonderbar; denn je fester die Koppelung, desto seltener muss der »Mutationshomozygot« im Vergleich mit den »Mutationsheterozygoten« auftreten.

So weit ist die Theorie ganz klar, die Schwierigkeit derselben liegt

aber vor Allem darin, dass der Heterozygot  $\bar{A}b \times a\bar{B}$  in seiner Nachkommenschaft regelmässig zur Hälfte wirkliche Homozygoten  $\bar{A}b \times \bar{A}b$  und  $a\bar{B} \times a\bar{B}$  ergeben muss, welche nach der Theorie nicht weiter »mutieren« können. Wenn man also in der Nachkommenschaft eine Pflanze zur Weiterzucht herausnimmt, ist die Chance 1 gegen 1, dass man einen Homozygoten bekommt, der dann nicht weiter mutieren kann. Nun waren aber fast sämtliche hier in Frage kommenden mutierenden Haferlinien solch einer mehrmaligen (2—6-jährigen) Pedigreeauslese unterworfen, bevor sie die in meinen Abhandlungen beschriebenen Fatuoidmutationen ergaben. Es ist deshalb ganz unwahrscheinlich, dass die Auslese nicht zur Homozygotie geführt habe, was ja bei der Auslese mit der Chance 1 gegen 1 rasch erfolgen müsste. Aus demselben Grund ist die Theorie von HERIBERT-NILSSON auch nicht auf die anderen von mir beschriebenen Getreidemutationen (Spelzenfarbmutationen beim Hafer, Chlorophyllmutationen bei Gerste, Speltoidmutationen beim Weizen) anwendbar, womit nicht gesagt werden soll, dass sie nicht für andere Mutationen gültig sein mag.

Damit fällt auch die Annahme von v. TSCHERMAK (1914 a, S. 309), dass die Kulturhaferlinien teilweise konstant, teilweise weiterhin ausspaltend sein sollten.

Die Annahme von Mutation bei den in dem betreffenden Merkmal homozygoten Linien muss deshalb für meine Fatuoiden aufrecht erhalten werden. Wie ich in meiner Abhandlung 1911 schon hervor gehoben habe, wird damit selbstverständlich nicht verneint, dass auch durch natürliche Kreuzungen mit *Avena fatua* fatuoidähnliche Bildungen entstehen können. Es sind ja manche Fälle bekannt, wo etwa dieselben Typen durch Kreuzung und durch Mutation entstehen können. Die von mir in Schweden gefundenen, aus Fatuoidheterozygoten ausgespaltenen Fatuoiden gehören indessen ausnahmslos zu den Mutationen.

Selbstverständlich wird damit nichts über die Ursache oder das wirkliche Zustandekommen der Mutation gesagt. Ich wenigstens lege in den Begriff der Mutation weiter nichts hinein, als dass dadurch eine spontane erbliche Abänderung zustandekommt, die mit Kreuzung und Kreuzungsspaltung, nach allen bis jetzt bekannten Tatsachen zu schliessen, nichts zu tun hat. In welcher Weise, d. h. durch welche Veränderung der Erbsubstanz, die Mutation entsteht, ist ja noch immer eine ganz offene Frage. Wenn dabei von Wegfallen oder Verlust eines Erbfaktors gesprochen wird, so wird jeder Vererbungsforscher darunter nichts anderes verstehen als eine rein



äussere Ausdrucksweise, die den Unterschied zwischen den beiden Gliedern eines Allelomorphenpaares hervorheben und die Veränderung von *A* zu *a* bezeichnen will, die aber über den wirklichen inneren Vorgang der Abänderung natürlich nichts aussagt.

Wenn man dagegen nur in ganz allgemeiner Weise Mutationen wie die hier beschriebenen als Folgen von Kreuzungen stempeln will, ohne auf das dagegen sprechende Tatsachenmaterial einzugehen, so ist dies eine unzulässige Vereinfachung der Sachlage, die nur das Problem verdeckt und von einem näheren Verständnis desselben entfernt.

#### ZITIERTE LITERATUR.

1. GANTE, TH. 1921. Über eine Besonderheit der Begrannung bei Fatuoid-heterozygoten. *Hereditas*, Bd. II, S. 410—415.
2. HERIBERT-NILSSON, N. 1916. Eine mendelsche Erklärung der Verlustmutanten. *Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch.*, Bd. 34, S. 870—880.
3. NILSSON-EHLE, H. 1911. Über Fälle spontanen Wegfallens eines Hemmungsfaktors beim Hafer. *Zeitschr. f. indukt. Abst.- und Vererbungslehre*, Bd. 5, S. 1—37.
4. — 1917. Untersuchungen über Speltoidmutationen beim Weizen (I). *Botaniska Notiser*, S. 305—329.
5. — 1920. Multiple Allelomorphe und Komplexmutationen beim Weizen. *Hereditas*, Bd. I, S. 277—311.
6. — 1921. Über mutmassliche partielle Heterogamie bei den Speltoidmutationen des Weizens. *Hereditas*, Bd. II, S. 25—76.
7. SURFACE, FRANK M. 1916. Studies on oat breeding. III. On the inheritance of certain glume characters in the cross *Avena fatua* × *A. sativa* var. Kherson. *Genetics*, Bd. 1, S. 252—286.
8. TSCHERMAK, E. v. 1914 a. Die Verwertung der Bastardierung für phylogenetische Fragen in der Getreidegruppe. *Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung*, Bd. 8, S. 291—312.
9. — 1914 b. Über die Vererbungsweise von Art- und Gattungsbastarden innerhalb der Getreidegruppe. *Mitteilungen aus der landwirtsch. Lehrkanzel der K. K. Hochschule für Bodenkultur in Wien*, Bd. 2, S. 763—772.
10. ZADE, A. 1912. Der Flughäfer. *Arbeiten d. Deutsch. Landwirtschafts-Gesellsch.*, Heft 229. 91 S.
11. — 1918. Der Hafer. *Jena*. 355 S.

# ÜBER EINE BESONDERHEIT DER BEGRANNUNG BEI FATUOID-HETEROZYGOTEN

VON TH. GANTE

INSTITUT FÜR VERERBUNGSFORSCHUNG, ÅKARP, SCHWEDEN

---

**D**IE zuerst von NILSSON-EHLE beschriebene Wildhafermutation des Kulturhafers zeichnet sich bekanntlich dadurch aus, dass die Ährchen an allen Deckspelzen begrannt sind, und dass an der Ährchenachse (Rachis) starke Behaarung und an der Basis der einzelnen von Spelzen umgebenen Körner ebensolche Behaarung und ein charakteristischer Ringwulst auftritt, der bewirkt, dass bei der Reife des Kornes dieses ausserordentlich leicht aus dem Blütenstande herausfällt. Das normale *Avena sativa*-Ährchen besitzt dagegen, je nach der Sorte, nur eine oder keine Granne an der Spelze des untersten Kornes, schwache oder keine Behaarung an dessen Basis und der Rachis und keinen Ringwulst.

Diese Mutation wurde von NILSSON-EHLE als eine Verlustmutation mit Wegfall eines Hemmungsfaktors gedeutet, und die oben beschriebene Form würde die homozygote Mutante darstellen. NILSSON-EHLE fand nun eine heterozygote Mutante, die bei Aussaat nach dem einfachen Mendelschen Schema in etwa 25 % Normale, 50 % heterozygote und 25 % homozygote Mutanten aufspaltet. Der Heterozygot ist etwas kräftiger begrannt als die Normale, aber nur am untersten Korn — die Granne stärker gekniet —, etwas stärker behaart an der Basis des untersten Kornes, oft auch an der Rachis, besitzt jedoch keinen Ringwulst.

Beim Auszählen derartiger Nachkommenschaften fielen mir unter den Heterozygoten Pflanzen mit Ährchen auf, bei denen entweder alle Körner begrannnte Spelzen oder bei einer Sorte mit häufig auftretenden dreikörnigen Ährchen (0201) zwei Körner des Ährchens — und zwar die untersten — begrannnte Spelzen besaßen. Ein Ringwulst, wie bei den homozygoten Mutanten schien nicht vorhanden zu sein. Die Basis- und Rachisbehaarung war jedoch in einzelnen Fällen bei den Zwei-Grannenährchen stärker als bei den übrigen Ährchen derselben Pflanze<sup>1</sup>. (Heteroz. aus Sorte 01059).

<sup>1</sup> Das Material wurde mir von Herrn Prof. NILSSON-EHLE freundlichst zur Bearbeitung überlassen.

Diese Beobachtungen wurden gemacht bei Heterozygoten der Sorten:

0201 (normal) von NILSSON-EHLE (1911) wie folgt charakterisiert:

Schwarzkörnige, ziemlich stark begrannte *Fahnenhafersorte* aus schwarzem Tartar. Fahnenhafer. Begrannungsfrequenz 32 %. Granne nicht gekniet, Basis- und Rachisbehaarung schwach.

01059 (normal) schwarzkörnige, ziemlich stark begrannte *Rispen-sorte* aus schwarzem, Schwed. Rispenhafer. Begrannungsfrequenz 94 %. Grannen bisweilen, d. h. an gewissen Ährchen mit ziemlich langem unteren schwarzen Teil und dann auch etwas gekniet. Basis- und Rachisbehaarung schwach.

Beide Sorten gingen in NILSSON-EHLE's frühere Versuche (1911) ein.

0450 (normal) »Grossmogul«, eine Sorte die ich folgendermassen beschreiben möchte:<sup>1</sup>

Schwarzkörnige, stark begrannte *Rispenhafersorte*, Begrannungsfrequenz 100 %. Grannen mit ziemlich langem, schwarzen gedrehten Teil, vielfach schwach gekniet. Basis- und Rachisbehaarung schwach; neben an der Basis unbehaarten untersten Körnern kommen solche mit einzelnen langen Basishaaren vor.

Was nun die Zweigrannigkeit angeht, so war man geneigt an die Bildung einer Zwischenform oder evtl. an eine Fatuoidknospenmutation zu denken. Gegen letztere sprach freilich die mangelnde Ausbildung des Ringwulstes und die Tatsache, dass bei der Form mit dreikörnigen Ährchen nur zwei Körner begrannte Spelzen besaßen.

Um genaueren Aufschluss zu bekommen wurde das Material im Jahre 1920 ausgesät, und zwar getrennt, die Körner der eingrannigen und mehrgrannigen Ährchen von je einer Pflanze. Das Ergebnis war das folgende (Tab. 1 und 2).

Es erweist sich also, dass die zweigrannigen Ährchen keine Knospenmutationen sind, sondern dass sie, wie die eingrannigen Ährchen in Normale, heterozygote Mutanten und homoz. Mutanten aufspalten. Dass die Zahlen so wenig mit der Mendel'schen Proportion übereinstimmen, liegt wohl an der schlechten Keimung: 374 Körner lieferten nur 178 Pflanzen! Ausserdem stand mit N:o 3002 keine ganze Pflanze, sondern nur eine lose Rispe zur Verfügung.

Beim Durchsehen des Materials ergab sich, dass unter den Heterozygoten in 5 Nummern wiederum Pflanzen mit sowohl eingrannigen wie zweigrannigen Ährchen vorkamen. Die charakteristische Ring-

<sup>1</sup> Die Beschreibung stützt sich auf Material von Normalen aus der unten zu beschreibenden Spaltung.



TABELLE 1.  
*Zweiggrannige Ährchen.*

No Jahr 1920	Sorte	ausgesät	geerntet	Resultat
3001 A	0201	1 Ährchen 3 Körner	3 Pfl.	1 Normal 1 heteroz. M. 1 homoz. M.
3002 A	01059	1 Ährchen 2 Körner	2 Pfl.	1 heteroz. M. 1 homoz. M.
3003 A	0450	5 Ährchen = 10 Körner	8 Pfl.	3 Normale 4 heteroz. M. 1 homoz. M. norm. : heteroz. : homoz. 4 : 6 : 3

TABELLE 2.  
*Eingrannige Ährchen.*

No Jahr 1920	Sorte	ausgesät	geerntet	Resultat
3001 B	0201	107 Körner	28 Pfl.	2 Normale 15 heteroz. M. 11 homoz. M.
3002 B	01059	34 Körner (1 Rispe)	26 Pfl.	8 Normale 17 heteroz. M. 1 homoz. M.
3003 B	0450	218 Körner	111 Pfl.	48 Normale 54 heteroz. M. 9 homoz. M. norm. : heteroz. : homoz. 58 : 86 : 21.

Gesamtspaltung: 62:92:24.

wulstbildung wurde in keinem Falle bei den zweigrannigen Ährchen festgestellt.

Es liegt hier also augenscheinlich eine ausgeprägt starke Begrannungstendenz vor, die modifikativ in der Weise zur Geltung kommt, dass sie sich in Zweigrannigkeit bei manchen Ährchen äussert. Diese Begrannungstendenz ist bei der Nummer 3003 (Grossmogul) so stark, dass sogar, bei *normalen* Pflanzen zweigrannige Ährchen auftreten<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Es waren dies durchaus typisch Normale. Eine Aussaat des betreffenden Materials will ich demnächst ausführen um etwaigen Einwänden zu begegnen.

Die Durchsicht wurde insofern nicht ganz genau vorgenommen, als im allgemeinen nur die zweiten Grannen berücksichtigt wurden, die eben aus der Spelze herausragten, also ohne weitere Manipulationen sichtbar waren. Es ist möglich, dass mir infolgedessen einige zweite Grannen entgangen sind. Das Resultat wird auch dadurch beeinflusst, dass immer eine Reihe von Körnern beim Transport herausfallen.

Die meisten Pflanzen mit Zweigrannenährchen wurden bei den Heterozygoten der N:o 3003 (0450) beobachtet, auch hatte diese Nummer die zahlreichsten zweigrannigen Ährchen auf ein und derselben Pflanze (oft 3 bis 4). Der Elter hatte sogar 6 zweigrannige Ährchen besessen, von denen 5 ausgesät wurden. (Vergl. Tab. 1).

TABELLE 3.

No.	Heteroz. Pfl. mit Ein- u. Zwei-gr. Ährchen	Heteroz. Pfl. mit nur Ein-gr. Ährchen
3001	3	13
3002	2	16
3003	40	18
No.	Normale Pfl. mit Ein- u. Zwei-gr. Ährchen	Normale Pfl. mit nur Ein-gr. Ährchen
3003	4	47

Bei den Nummern 3001 und 3002 bemerkte ich keine zweite Granne an den Ährchen von normalen Pflanzen. Allerdings ist die Zahl der Normalen sehr gering — 3 resp. 8. Bei diesen Nummern ist die Begrannungstendenz weniger stark, so dass neben begrannnten vollständig grannenlose Ährchen vorkommen (vgl. Sortenbeschreibung). Dagegen tragen die Normalen der N:o 3003 nur begrannnte Ährchen!

Im Folgenden möchte ich eine kurze Schilderung von meinen aufbewahrten Proben von Zweigrannen-Ährchen geben.

### BESCHREIBUNG DER ZWEIGRANNENÄHRCHEN.

N:o 3001 (0201) heteroz. 1) Die Granne des ersten Kornes gekniet und Basisbehaarung schwach, wie bei Eingrannenährchen der Heterozygoten im allgemeinen. Von Rachisbehaarung kann man sowohl bei Ein- wie Zweigrannenährchen kaum reden. Die Granne des zweiten

Kornes nicht gekniet, fadenförmig, bogenförmig gekrümmt. (Ich sammelte hier leider nicht Eingrannenährchen von der gleichen Pflanze.)

N:o 3002 (01059) heteroz. 2) Die Granne des ersten Kornes gekniet, wie bei den Eingrannenährchen derselben Pflanze. Basis- und Rachisbehaarung kräftig, ungefähr gleichstark wie bei den letzteren. Zweite Granne schwach gekniet.

3) Ein Ährchen von einer anderen Heteroz. verhält sich ebenso, doch ist hier die zweite Granne scharf gekniet.

N:o 3003 (0450) heteroz.

4) Die Granne des ersten Kornes gekniet wie bei Eingrannenährchen, Basis- und besonders Rachisbehaarung stark, *wirkt etwas kräftiger* als bei Eingrannenährchen derselben Pflanze. Die Granne des zweiten Kornes sehr schwach gekniet.

5) Zweite Granne deutlich, wenn auch schwach gekniet.

6) Zweite Granne schwach, fadenförmig, (ohne schwarzen gedrehten Teil, steil aufrecht.

N:o 3003, (0450) normal.

7) Erste Granne kaum gekniet, wie bei Eingrannenährchen von Normalen, zweite Granne fadenförmig; Basis- und Rachisbehaarung im Vergleich zu Eingrannenährchen derselben Pflanze nicht untersucht; im Vergleich zu Eingrannenährchen von normalen Pflanzen im allgemeinen, scheint sie gleichschwach wie bei diesen zu sein.

Um festzustellen, ob die Ausbildung der Zweigrannenährchen vielleicht von dem Sitze an der Spitze einer Rispe oder eines Hauptastes abhängig wäre, d. h. ob etwa eine Ernährungsmodifikation in diesem Sinne vorläge, untersuchte ich das Material daraufhin, vor allem die Nummer 3003. Der Sitz der Ährchen zeigt hiernach nur eine gewisse Regelmässigkeit.

Von 48 Ährchen, deren Sitz festgestellt wurde, sassen:

- 4 an der Spitze einer Rispe,
- 33 » » » von mehr oder minder kräftigen Rispenästen erster Ordnung (darunter 16 einährigen).

Um einige Beispiele anzuführen, so traten bei Heterozygoten der N:o 3003 (0450) die Zweigrannenährchen in folgender Weise auf:

- 1) Rispe 1. An der Spitze des zweitstärksten Astes der untersten Verzweigung.
- Rispe 2. Drittes Ährchen von oben.
- Rispe 3. Ein Spitzenährchen, Spitze der Rispe.



Ein Spitzenährchen des stärksten Astes der untersten Verzweigung.

II) Eine Rispe. An der Spitze des zweitstärksten Astes der zweituntersten Verzweigung.

III) Eine Rispe. Zweites Ährchen des stärksten Astes der dritten Verzweigung von oben.

### ZUSAMMENFASSUNG.

Zusammenfassend lässt sich sagen:

- 1) Die hier beschriebene partielle Zweigrannigkeit beruht nicht auf Knospenmutation.
- 2) Dass keine Zwischenform vorliegt, darauf weist das Auftreten der Zweigrannenährchen bei Normalen der Sorte 0450 hin.
- 3) Es handelt sich wohl vielmehr um die Modifikation einer Sorteneigenschaft: Starker oder relativ starker Begrannung.

Eine Sorte (0450) mit starker Begrannung besitzt unter den Normalen in geringer Zahl Pflanzen mit Ein- und Zweigrannenährchen. In bedeutend grösserer Menge finden sich solche Pflanzen unter den Fatuoid-Heterozygoten dieser Sorte, wo ja die Begrannung verstärkt werden soll<sup>1</sup>.

Einige Sorten (0201; 01509) mit etwas schwächerer Begrannungstendenz zeigen derartig modifizierte Pflanzen erst unter den Heterozygoten.

Inwieweit diese Modifikation in der Häufigkeit ihres Auftretens durch äussere Umstände (Boden- und Witterungsverhältnisse) beeinflusst wird, wäre noch zu untersuchen.

### ZITIERTE LITERATUR.

1. NILSSON-EHLE, H. 1911. Ueber Fälle spontanen Wegfallens eines Hemmungsfaktors bei Hafer. — Zeitschr. f. Ind. Abst. u. Vererbungsl. 5. S. 1—37.
2. ZADE, A. 1918. Der Hafer. — Eine Monographie auf wissenschaftlicher und praktischer Grundlage. Gust. Fischer, Jena.

<sup>1</sup> ZADE (1918, S. 74), der, nebenbei bemerkt, an NILSSON-EHLES Fatuoidmutationen nicht glauben will, sagt in seiner allgemeinen Beschreibung der Spelzfrucht von *Avena sativa* über die Granne: »In den seltenen Fällen, in denen man sie bei Körnern höherer Ordnung antrifft, handelt es sich bis auf verschwindende Ausnahmen um die schon erwähnten Kreuzungen aus Wild- und Kulturhafer.«

# CORRIGENDA.

S. 165. Z. 10 v. u. steht XIV, lies XXV.

» 185. » 7 v. o. » AA, » Aa.

» 276, » 11, 10 und 5 v. u. steht MM bezw. mm, lies RR bezw. rr.

---

Page 342, line 23, for »V» read »F».

» 361, » 12, » »24» » »23».











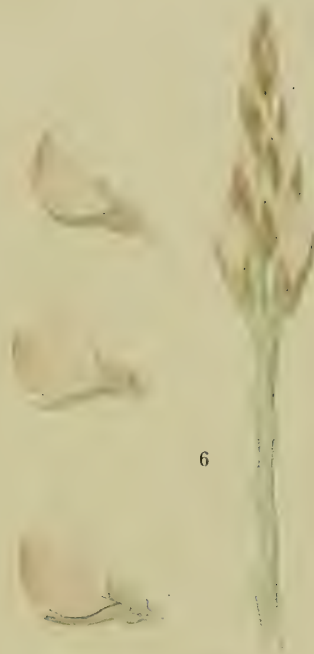
1. Blue. 2. Violet. 3. Bluishred. 4. Pure red.





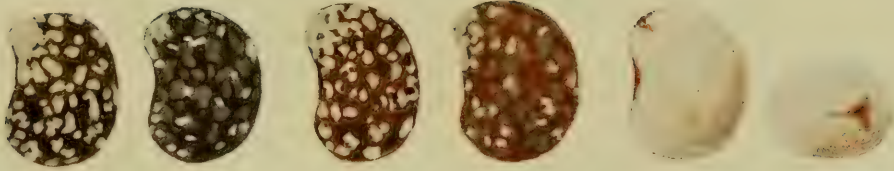
5

RBVf



6

RBf



7

8

9

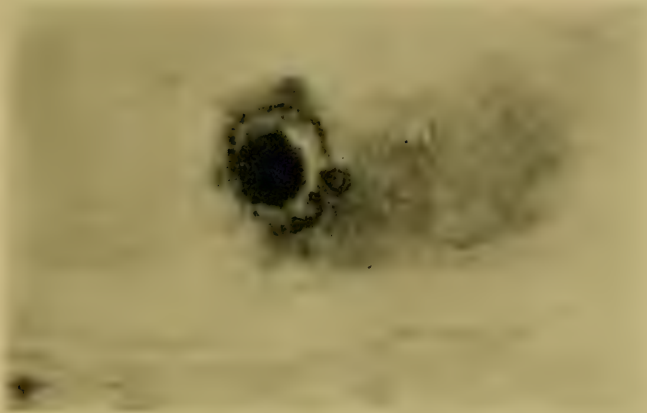
10

11

G. Hansen pink.

5. Tinged blue. 6. Tinged red. 7. Earth-brown, non-marbled. 8. Earth-brown, marbled.  
9. Rust-brown, non-marbled. 10. Rust-brown, marbled. 11. White.





Da die Fig. 6, S. 96 dieses Jahrganges zu der Abhandlung von K. V. OSSIAN DAHLGREN (Vererbungsversuche mit einer buntblättrigen Barbarea vulgaris) bei der Reproduktion misslungen ist, fügen wir hier eine neue Abbildung bei.





# HEREDITAS

## GENETISKT ARKIV

---

---

UTGIVET AV MENDELSKA SÄLLSKAPET I LUND

REDAKTÖR: ROBERT LARSSON

59.11.1-5044



BAND II

HÄFT. 1

---

LUND 1921, BERLINGSKA BOKTRYCKERIET

# HEREDITAS

— a periodical for the publication of original research in heredity — is published by the MENDELIAN SOCIETY in Lund. The contributions will be written in English, German or French. When necessary adequate illustrations, text figures or plates, will be provided. It is published in volumes of about 350 pages each issued in three numbers. The volumes will appear annually so far as possible.

Subscriptions may be sent to the undersigned. The subscription price for a volume — post free — is Twenty-five (25) Swedish crowns (by today's quotation = 5,58 Doll.).

*ROBERT LARSSON,*

Editor »Hereditas».

Adelgatan 7, LUND, SWEDEN.

---

## REDAKTIONSKOMMITTÉ

---

PROFESSOR, FIL. & MED. DR. *H. NILSSON-EHLE*

DOCENT, MED. DR. *HERMAN LUNDBORG*

DOCENT, FIL. DR. *NILS HERIBERT-NILSSON*

AMANUENS, FIL. LIC. *GUSTAV THULIN*

---



## TILL MEDARBETARNA.

Manuskript — helst *maskinskrivna* — torde insändas till Redaktionen (Adelgatan 7, Lund) i fullt tryckfärdigt skick. De böra vara *noga genomredda* för undvikande av ändringar mot manuskriptet. Obs. kommateringen! Korrektionskostnaderna betalas av författaren. Korrektur ställes till Redaktionen. Direkt förbindelse mellan författaren och tryckeriet tillåtes icke.

Personnamn sättas med KAPITÄLER. De markeras i manuskriptet med en våglinje. Latinska namn på växter och djur samt ord och satser av särskild vikt *kursiveras* (enkel understrykning).

Figurer numreras med arabiska siffror. Figurförklaring (på avhandlingens språk) torde insändas *samtidigt* med illustrationsmaterialet.

Planscher numreras med romerska siffror och de i dem ingående bilderna med arabiska.

Tabeller åsättas arabiska siffror och förses med kort rubrik.

Citerade arbeten samlas i en litteraturförteckning. I texten hänvisas till denna genom angivande av författare och årtal. Har en författare utgivit flera publikationer under samma år, tilläggas efter året små bokstäver (a, b, c, etc.). Samma beteckningssätt användes i litteraturlistan, vilken uppställles i alfabetisk ordning efter författarna och under dessa i kronologisk följd. Inga litteraturhänvisningar få göras genom fotnoter. Över huvud så få noter som möjligt!

Avhandlingarna skola vara skrivna på tyska, engelska eller franska. Det är önskvärt, att uppsatser på tyska åtföljas av en resumé på engelska. Översättningar, som ombesörjas av Redaktionen, bekostas av författaren.

Åt varje författare lämnas 100 fria separat. Avhandlingar på ett ark och däröver förses gratis med särskilt omslag. Till ett pris av 10 kr. pr 100 st. lämnas, om så önskas, omslag till mindre uppsatser. Större antal särtryck fås till självkostnadspris.

---

## INNEHÅLL.

---

	Sid.
CORRENS, C., Versuche bei Pflanzen das Geschlechtsverhältnis zu verschieben .....	1
NILSSON-EHLE, H., Über mutmassliche partielle Heterogamie bei den Speltoidmutationen des Weizens. (With a summary in English) .....	25
LUNDBORG, H., Rassenmischung — Vermehrte Heterozygotie (Genchaos) — Konstitutionsveränderungen — Habitus asthenicus sive paralyticus (Zunahme der Körpergrösse usw.) — Tuberkulose. Eine Ursachenkette .....	77
DAHLGREN, K. V. OSSIAN, Vererbungsversuche mit einer buntblättrigen <i>Barbarea vulgaris</i> .....	88
ÅKERMAN, Å., Untersuchungen über Bastarde zwischen <i>Epilobium hirsutum</i> und <i>Epilobium montanum</i> .....	99
HAMMARLUND, C., Über die Vererbung anormaler Ähren bei <i>Plantago major</i> . (With a summary in English) .....	113

# HEREDITAS

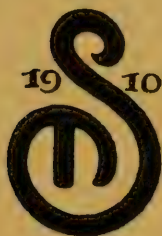
GENETISKT ARKIV

---

---

UTGIVET AV MENDELSKA SÄLLSKAPET I LUND

REDAKTÖR: ROBERT LARSSON



BAND II

HÄFT. 2

---

LUND 1921, BERLINGSKA BOKTRYCKERIET



# HEREDITAS

— a periodical for the publication of original research in heredity — is published by the MENDELIAN SOCIETY in Lund. The contributions will be written in English, German or French. When necessary adequate illustrations, text figures or plates, will be provided. It is published in volumes of about 350 pages each issued in three numbers. The volumes will appear annually so far as possible.

Subscriptions may be sent to the undersigned. The subscription price for a volume — post free — is Twenty-five (25) Swedish crowns.

*ROBERT LARSSON,*

Editor »Hereditas».

Adelgatan 7, LUND, SWEDEN.

---

## REDAKTIONSKOMMITTÉ

PROFESSOR, FIL. & MED. DR. *H. NILSSON-EHLE*

DOCENT, MED. DR. *HERMAN LUNDBORG*

DOCENT, FIL. DR. *NILS HERIBERT-NILSSON*

AMANUENS, FIL. LIC. *GUSTAV THULIN*

---

## TILL MEDARBETARNA.

Manuskript — helst *maskinskrivna* — torde insändas till Redaktionen (Adelgatan 7, Lund) i fullt tryckfärdigt skick. De böra vara *noga genomsedda* för undvikande av ändringar mot manuskriptet. Obs. kommatering! Korrektionskostnaderna betalas av författaren. Korrektur ställes till Redaktionen. Direkt förbindelse mellan författaren och tryckeriet tillåtes icke.

Personnamn sättas med **KAPITÄLER**. De markeras i manuskriptet med en våglinje. Latinska namn på växter och djur samt ord och satser av särskild vikt *kursiveras* (enkel understrykning).

Figurer numreras med arabiska siffror. Figurförklaring (på avhandlingens språk) torde insändas *samtidigt* med illustrationsmaterialet.

Planscher numreras med romerska siffror och de i dem ingående bilderna med arabiska.

Tabeller åsättas arabiska siffror och förses med kort rubrik.

Citerade arbeten samlas i en litteraturförteckning. I texten hänvisas till denna genom angivande av författare och årtal. Har en författare utgivit flera publikationer under samma år, tilläggas efter året små bokstäver (a, b, c, etc.). Samma beteckningssätt användes i litteraturlistan, vilken uppställles i alfabetisk ordning efter författarna och under dessa i kronologisk följd. Inga litteraturhänvisningar få göras genom fotnoter. Över huvud så få noter som möjligt!

Avhandlingarna skola vara skrivna på tyska, engelska eller franska. Det är önskvärt, att uppsatser på tyska åtföljas av en resumé på engelska. Översättningar, som ombesörjas av Redaktionen, bekostas av författaren.

At varje författare lämnas 100 fria separat. Avhandlingar på ett ark och däröver förses gratis med särskilt omslag. Till ett pris av 10 kr. pr 100 st. lämnas, om så önskas, omslag till mindre uppsatser. Större antal särtryck fås till självkostnadspris.

---

## INNEHÅLL.

---

	Sid.
RASMUSON, HANS, Beiträge zu einer genetischen Analyse zweier Godetia- Arten und ihrer Bastarde (With a summary in English.) .....	143
MOHR, OTTO L., A Case of Hereditary Brachyphalangy Utilized as Evi- dence in Forensic Medicine .....	290

---

Utgivet den 3 maj 1921.



# HEREDITAS

GENETISKT ARKIV

---

---

UTGIVET AV MENDELSKA SÄLLSKAPET I LUND

REDÅKTÖR: ROBERT LARSSON



BAND II

HÅFT. 3

---

LUND 1921, BERLINGSKA BOKTRYCKERIET

# HEREDITAS

— a periodical for the publication of original research in heredity — is published by the MENDELIAN SOCIETY in Lund. The contributions will be written in English, German or French. When necessary adequate illustrations, text figures or plates, will be provided. It is published in volumes of about 350 pages each issued in three numbers. The volumes will appear annually so far as possible.

Subscriptions may be sent to the undersigned. The subscription price for a volume — post free — is Twenty-five (25) Swedish crowns.

*ROBERT LARSSON,*

Editor »Hereditas».

Adelgatan 7, LUND, SWEDEN.

## REDAKTIONSKOMMITTÉ

PROFESSOR, FIL. & MED. DR. *H. NILSSON-EHLE*

PROFESSOR, MED. DR. *HERMAN LUNDBORG*

DOCENT, FIL. DR. *NILS HERIBERT-NILSSON*

AMANUENS, FIL. LIC. *GUSTAV THULIN*

## TILL MEDARBETARNA.

Manuskript — helst *maskinskrivna* — torde insändas till Redaktionen (Adelgatan 7, Lund) i fullt tryckfärdigt skick. De böra vara *noga genomsedda* för undvikande av ändringar mot manuskriptet. Obs. kommatering! Korrektionskostnaderna betalas av författaren. Korrektur ställes till Redaktionen. Direkt förbindelse mellan författaren och tryckeriet tillåtes icke.

Personnamn sättas med KAPITÄLER. De markeras i manuskriptet med en våglinje. Latinska namn på växter och djur samt ord och satser av särskild vikt *kursiveras* (enkel understrykning).

Figurer numreras med arabiska siffror. Figurförklaring (på avhandlingens språk) torde insändas *samtidigt* med illustrationsmaterialet.

Planscher numreras med romerska siffror och de i dem ingående bilderna med arabiska.

Tabeller åsättas arabiska siffror och förses med kort rubrik.

Citerade arbeten samlas i en litteraturförteckning. I texten hänvisas till denna genom angivande av författare och årtal. Har en författare utgivit flera publikationer under samma år, tilläggas efter året små bokstäver (a, b, c, etc.). Samma beteckningssätt användes i litteraturlistan, vilken uppställles i alfabetisk ordning efter författarna och under dessa i kronologisk följd. Inga litteraturhänvisningar få göras genom fotnoter. Över huvud så få noter som möjligt!

Avhandlingarna skola vara skrivna på tyska, engelska eller franska. Det är önskvärt, att uppsatser på tyska åtföljas av en resumé på engelska. Översättningar, som ombesörjas av Redaktionen, bekostas av författaren.

Åt varje författare lämnas 100 fria separat. Avhandlingar på ett ark och däröver förses gratis med särskilt omslag. Till ett pris av 10 kr. pr 100 st. lämnas, om så önskas, omslag till mindre uppsatser. Större antal särtryck fås till självkostnadspris.

---



## INNEHÅLL.

---

	Sid.
HALLQVIST, CARL, The Inheritance of the Flower Colour and the Seed Colour in <i>Lupinus angustifolius</i> .....	299
HERIBERT-NILSSON, NILS, Selektive Verschiebung der Gametenfrequenz in einer Kreuzungspopulation von Roggen.....	364
NILSSON, MARTIN P., The Race Problem of the Roman Empire.....	370
WAALER, GEORG H. M., The Location of a New Second Chromosome Eye Colour Gene in <i>Drosophila melanogaster</i> .....	391
KRISTOFFERSON, KARL B., Spontaneous Crossing in the Garden Bean, <i>Phaseolus vulgaris</i> .....	395
NILSSON-EHLE, H., Fortgesetzte Untersuchungen über Fatuoidmutationen beim Hafer .....	401
GANTE, TH., Über eine Besonderheit der Begrannung bei Fatuoid-heterozygoten .....	410















Hereditas

Band 2, 1921

NOV 13 1944 M.F. Ashl



AMNH LIBRARY



100135004